ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 79

4

АПРЕЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1994

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*),
К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*),
И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), М. Ф. Данилова, Т. В. Егорова, С. Г. Жилин,
В. С. Ипатов, Л. И. Малышев, Л. И. Орёл, М. Г. Пименов, С. С. Харкевич, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*),
A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
I. Yu. Sumerina (*Secretary*), M. F. Danilova, T. V. Egorova, S. G. Zhilin, V. S. Ipatov,
S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, L. I. Oryol, M. G. Pimenov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алматы), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), Ч. Джеффри (Лондон), Р. В. Камелин
(С.-Петербург), З. В. Карамышева (С.-Петербург), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси),
К. М. Сытник (Киев), В. Н. Тихомиров (Москва), Х. Х. Трасс (Тарту),
Б. А. Юрцев (С.-Петербург)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andrejev (Moscow), I. O. Baytulin (Almaty), L. Yu. Budantzev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Ch. Jeffrey (London), R. V. Kamelin
(St. Petersburg), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), G. Sh. Nakhutzrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik
(Kiev), V. N. Tikhomirov (Moscow), H. H. Trass (Tartu), B. A. Yurtzev (St. Petersburg)

Ответственный редактор номера К. Л. Виноградова

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Н. А. Кругликова*
Корректоры *О. М. Бобылева, Л. М. Бова* и *А. Х. Салтанаева*

Оригинал-макет изготовлен
в Компьютерном издательском центре «Наука»

199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12
Тел. (812) 213-35-59

Компьютерная верстка *Н. В. Поповой*

Сдано в набор 31.01.94. Подписано к печати 24.10.94. Формат $70\times100^1/_{16}$.
Бумага офсетная. Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.7.
Усл. кр.-отт. 14. Уч.-изд. л. 15.7. Тираж 1329 экз. Тип. зак. 353. С. 888.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

© Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
Ботанический журнал, 1994 г.

УДК 581.527 (571.651)
© 1994

Б. А. Юрцев, А. Е. Катенин, Г. С. Резванова

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТРЕХ ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

B. A. YURTSEV, A. E. KATENIN, G. S. REZVANOVA. COMPARATIVE ANALYSIS OF THREE LOCAL FLORAS ON THE NORTHEASTERN CHUKOTKA PENINSULA

Обсуждаются наиболее важные флористические находки, сделанные авторами в 3 пунктах обширного района выходов палеозойских карбонатных пород на северо-востоке Чукотского п-ова: 1) в нижнем течении р. Утавеем; 2) в районе впадения р. Вэтгываям в р. Чегитун; 3) в окр. Пучьэвеемских холодных минеральных источников (Юрцев и др., 1994). Рассмотрены особенности состава данных локальных флор (ЛФ), характеризующие их принадлежность к Крайне-Восточному округу Берингийско-Чукотской подпровинции Чукотской провинции; выявлено обилие криоксерофильных реликтов, включая «осколочные» эндемики. При сравнении соотношений географических элементов в изученных 3 ЛФ с таковыми в южнотундровых ЛФ Анюйского нагорья (Заславская, 1982) выявлены более северные черты первых и обнаружены их существенные отличия от анюйских в долготной географической структуре (амфиберингийская фракция сопоставима по видовому разнообразию с циркумполярной; во II ярусе — азиатская, преимущественно американская и азиатская фракции).

В нашем предыдущем сообщении (Юрцев и др., 1994) был приведен сводный список 3 локальных флор из обширного района карбонатных ландшафтов на северо-востоке Чукотского п-ова: «Нижний Утавеем» (244 вида и подвида), «Вэтгываям» (265) и «Пучьэвеем» (338). Эти ЛФ, разделенные интервалами в 30 км, образуют долготный ряд, почти параллельный линии берега Чукотского моря (с юго-востока на северо-запад). Наибольшую относительную площадь выходы известняков занимают в ЛФ Вэтгываям, расположенной ближе к центру массива палеозойских карбонатных пород и к центру крупного энклава южнотундровой растительности среди преобладающих на полуострове средних гипоарктических тундр; остальные 2 ЛФ находятся у северо-восточной (Нижний Утавеем) и северо-западной (Пучьэвеем) периферии этого энклава (или скопления энклавов).

Прежде чем приступить к анализу всего комплекса видов, выявленных в районе наших исследований, и особенностей отдельных ЛФ, остановимся подробнее на некоторых из наиболее интересных находок 1991 г., в самом наборе которых отчасти отражается характер исследованной региональной флоры.

Potamogeton subretusus Hangstr. Вэтгываям: правый берег р. Чегитун близ устья р. Вэтгываям, озеро на водоразделе, 12 VIII 1991.

Новый вид для флоры Чукотского п-ова: в Чукотской тундре ранее был известен лишь с северного побережья Западной Чукотки (водоемы морской террасы близ устий рек Медвежки, Крестовой и Рау-Чуа; Заславская, 1981), в Анадырском крае — близ сел Марково и Ваеги. По данным Н. Н. Цвелева (1987), этот гипоарктический вид распространен на западе до Большеземельской тундры, на востоке — до Аляски и потому должен быть отнесен к сибирско-западноамериканской долготной группе (а не восточносибирской; ср.: Юрцев и др., 1979).

P. obtusifolius Mert. et Koch. Нижний Утавеем: левый берег р. Утавеем, озерко среди пойменных ивняков, 29 VII 1991.

Новый вид для флоры Чукотки. Почти циркумполярный бореальный вид, редкий на Дальнем Востоке (Цвелев, 1987); на Аляске и в провинции Юкон неизвестен, в Северной Америке встречается в основном в центральных и приатлантических районах. Ближайшие ранее известные местонахождения — в верхнем течении р. Колымы и в среднем течении р. Камчатки (Цвелев, 1987).

В. Н. Вехов (1993) сообщил о находке в том же пункте (Средний Утавеем) *P. berchtoldii* Fieb. — почти циркумполярного бореального вида, ранее известного в низовьях Колымы близ мыса Крутая Дресва у западного предела Чукотской тундры (Заславская, 1981) и приводимого Н. Н. Цвелевым (1987: рис. 106, *Ж*) также для правобережья р. Малый Анюй в верхнем течении.

Calamagrostis sp. (ex aff. *C. holmii* Lange). По-видимому, это ксеропетрофильный экотип *C. holmii*, образующий плотные скальные злаковники на гребнях и останцовых выступах низких гранитоидных сопок с высотами 200.0 и 282.4 м над ур. м. (Пучьэвеем). Обращают на себя внимание его плотные метелки, состоящие из очень мелких (2.1—2.7 мм дл.) слабоокрашенных (при плодах — светло-соломистых) колосков. Колосковые чешуйки просвечивающие, гладкие, с очень немногочисленными шипиками по килю. Пучок щетинок на каллусе значительно короче нижней цветковой чешуи.

Trisetum sp. (ex aff. *T. spicati* (L.) K. Richt). Пучьэвеем: собран 1 раз на сырой лужайке у холодного минерального источника. По облику очень сходен с *T. agrostideum* (Laest.) Fries, отсутствующим на Чукотке: растение головатое, с линейной рыхлой малоколосковой метелкой. Однако присутствие рыхлого коротковатого опушения на соломине и веточках метелки ясно указывает на родство с *T. spicatum*. Для принятия более определенного таксономического решения необходим дополнительный материал (собран 1 экземпляр).

Poa malacantha Kom. var. Пучьэвеем: собран 1 раз на луговине близ холодного минерального источника. По облику метелки (из тесно скученных крупных пестроокрашенных колосков) сходен с *P. alpina* L., но по остальным признакам (наличию короткого корневища, длинному опушению нижней цветковой чешуйки по килю и жилкам, наличию длинных волосков на каллусе, размеру пыльников и др.) явно принадлежит к родству *P. malacantha* Kom. Нельзя исключить его гибридное происхождение. Типичный *P. alpina* L. собран в 2 км от этой точки в песчаной пойме р. Пучьэвеем (в большом обилии).

Phippsia×*algidiformis* (H. Smith) Tzvel. Пучьэвеем: местами образует заметную примесь к *P. algida* (Soland.) R. Br. вблизи крупных снежников у подножия приречных скал. Ареал этого гибридогенного вида охватывает едва ли не всю Чукотку и о-в Врангеля, тогда как *P. concinna* (Th. Fries) Lindeb., второй предполагаемый родитель, известен лишь с северного побережья Западной Чукотки (на востоке до о-ва Айон).

Puccinellia beringensis Tzvel. Пучьэвеем: засоленные, слабо заросшие участки ложа крупной наледи в общей дельте ручьев, текущих от холодных минеральных источников, перед их впадением в р. Пучьэвеем; локально обилен. Первая находка этого приморского галофильного гибридогенного (*P. tenella* (Lange) Holmb.×*P. wrightii* (Scribn. et Merr.) Tzvel.) вида, эндемика Чукотского п-ова, в 40 км от северного побережья вместе с другими приморскими галофитами (см. далее). Произрастает здесь совместно с его предполагаемыми родителями.

Carex macrogyna Turcz. ex Steud. Вэтгываям, Пучьэвеем: спорадически, местами как содоминант в криоксерофитных разнотравных осочниках на сухих известняковых склонах низких гор и покатых склонах террас. Самое западное местонахождение — в пределах Чукотского п-ова (вид известен также с выходов известняков в Анюйском нагорье; Заславская, 1982).

C. petricosa Dew. Вэтгываям, Пучьэвеем: в условиях обитания, сходных с таковыми предыдущего вида (иногда вместе с ним, в меньшем обилии). Крайне западное местонахождение — в Азии. Основное отличие от *C. macrogyna* — андрогинные, а не чисто тычиночные верхние колоски, что, по данным Т. В. Егоровой (личное сообщение), выдержано у американских популяций близких видов *C. petricosa* Dew. и *C. franklinii* Boott. На Чукотке растения с верхними смешанными колосками, кроме названных 2 пунктов, известны только в вершине залива Св. Лаврентия, в кутовой части фиорда, на делювии мрамора. Статус обоих таксонов (*C. macrogyna* и *C. petricosa*) заслуживает дальнейшего исследования.

Salix rotundifolia Trautv. subsp. *dodgeana* (Rydb.) Argus. Пучьэвеем: несколько клонов встречено на западном склоне известняковой сопки 248.0 м над ур. м., в нижней трети, на зарастающей щебнистой осыпи. Ранее эта ксеропетрофильная раса (экотип?) амфиберингийского кальцефильного метаарктического вида на Чукотке была известна из окр. пос. Янракыннот (на низком холме на оголенном щебне карбонатных сланцев).

Papaver detritophilum Petrovsky. Нижний Утавеем, Пучьэвеем: более или менее обычен на некарбонатных скалах и приречных галечниках. Этот чукотский арктический вид принадлежит к родству *P. radicatum* Rottb. s. l., за который ранее и принимался. На юго-востоке полуострова обычен и на известняковых скалах, часто — на скальных луговинах у «столовых» хищных птиц.

Saxifraga stellerana Merk ex Ser. (var. *stellerana*)—*S. kruhsiana* auct. non Fisch. ex Ser. Пучьэвеем: нередок и обилен на склонах и гребнях останцовых гранитоидных скал; более повсеместен, чем родственный ему вид *S. firma* Litw. ex A. Los., иногда встречается совместно с ним. Этот метаарктический субокеанический охотско-анадырско-корякский вид обнаружен в нескольких пунктах восточной части Чукотского п-ова.

Potentilla borealis Soják. Пучьэвеем: на разнотравно-злаковых (с *Roegneria* sp. sp., *Bromus pumpellianus* s. l.) луговинах у нор суслика на низких карбонатных увалах (над склонами к долинам ручьев) и в краевых частях высоких террас со смешанным древним аллювием; локально обилен. Встречено 6 локальных популяций. Первая находка континентального чукотского гибридогенного вида (*P. anachoretica* Soják×*P. arenosa*) в восточной части Чукотского п-ова (ближайшие местонахождения — в среднем течении р. Амгуэмы). Это редкий случай обнаружения этого гибридогенного вида в местности, где отсутствуют оба предполагаемых родителя (но они обычны в известняковых каньонах р. Чегитун, в том числе на р. Вэтгываям).

P. jacutica Juz. Пучьэвеем: найден вместе с *P. borealis* на 2 сусликовинах на карбонатном увале в значительном числе особей. Неожиданная находка бореального сибирского (преимущественно восточносибирского) лугостепного вида на востоке Чукотского п-ова, на большом удалении от его основной области распространения на Чукотке — в Анюйском нагорье (Юрцев, 1984). Определения *P. borealis* и *P. jacutica* подтверждены монографом рода I. Soják, по мнению которого на р. Пучьэвеем собрана типовая (центральноякутская) форма данного вида.

P. vulcanicola Juz. Пучьэвеем: все образцы с гранитоидных останцовых скал, принимавшиеся в поле за *P. uniflora* Ledeb., оказались принадлежащими к *P. vulcanicola* Juz., наиболее четким диагностическим отличием которого является присутствие заметного количества волосков на орешках. Вид этот оказался нередким на Чукотском п-ове (подробнее см.: Юрцев, 1993).

Astragalus tugarinovii Basil. Пучьэвеем: отмечены устойчивые различия между обычной на склонах известняковых сопок и увалов типической формой (с крупными ланцетно-продолговатыми листочками, более крупными чашечками и плодами) и популяциями на склонах гранитоидных останцовых горок (с мелкими продолговатыми листочками, мелкими чашечками, более острыми и узкими бобами); ацидофильная форма по своим признакам напоминает таксон не вполне ясного статуса, описанный как *A. linearis* (Rydb.) Pors. из приберингийских районов Аляски (подробнее см.: Юрцев, 1986а : 46).

Oxytropis beringensis Jurtz. Пучьэвеем: обычен, нередко массов в разнотравно-кустарничково-осочковых сухих щебнистых кальцефитных тундрах на вершинах и склонах известняковых увалов, низких сопок, карбонатных моренных гряд, а также на делювиальных шлейфах смешанного состава. Второе местонахождение эндемичного для бассейна р. Чегитун вида из родства *O. sordida* (Willd.) Pers. Классическое местонахождение — при впадении р. Путукунейвеем в р. Чегитун, где были встречены 2 очень малочисленные популяции с низкими стрелками и мелкими листочками. Пучьэвеемская популяция сохраняет основные диагностические признаки вида (мелкие прилистники, относительно малочисленные листочки, малоцветковое полузонтиковидное соцветие с узкими короткими прицветниками на стрелках заметно длиннее листьев), но отличается большей высотой растений, более крупными (во взрослом состоянии) листочками, более крупными, сильнее удлиненными бобами и бóльшим общим полиморфизмом, а также повышенной ландшафтной активностью.

Taraxacum senjavinense Jurtz. et Tzvel. Вэтгываям: собран на нивальных тундрах в каньоне приустьевой части долины и у подножия горы Эргынай (приморский кряж). Второе местонахождение этого узкоэндемичного кальцефильного вида из секции *Arctica* Dahlst. — на Чукотском п-ове (классическое местонахождение — окр. пос. Янракыннот). Примыкает к группе кальцефильных видов с лимонно-желтыми (редко бледно-желтыми или беловато-желтыми) язычками, наиболее богато представленной на о-ве Врангеля, однако по цвету семянок и малочисленности шипиков на них сходен с желтоцветковыми нивальными некальцефильными видами из родства *T. sibiricum* Dahlst., что может указывать на гибридогенность *T. senjavinense.*

Анализ упомянутых выше списков 3 локальных флор позволяет достаточно четко указать их место в районировании Чукотской провинции Арктической флористической области (Юрцев, 1973, 1974, 1977; Юрцев и др., 1979): все они принадлежат к Крайне-Восточному округу Берингийско-Чукотской подпровинции, причем в ЛФ «Пучьэвеем», расположенной в западной части бассейна р. Чегитун, вблизи западных пределов округа, имеется весьма полный набор дифференциальных и восточных ко-дифференциальных элементов флоры этого округа, едва ли не самого своеобразного из 7 материковых округов Чукотской провинции. Четко проявляется и положение всех 3 ЛФ в северной части этого округа — в пределах самого крупного контура выходов позднепротерозойских и палеозойских карбонатных пород, отделенного от намного менее протяженного юго-восточного контура районом Мечигменского прогиба. Подкрепим эти положения соответствующими перечнями видов.

Свыше 30 видов нашего списка, представляющих восточный элемент флоры Чукотской провинции, характерны для Берингийско-Чукотской подпровинции в целом (значительная часть их проникает в Амгуэмский переходный и (или) Нижне-Анадырский округи, а часть видов — в восточную часть Центрально-Чукотского округа и на о-в Врангеля). В качестве примера назовем *Calamagrostis arctica, Festuca viviparoidea, Scirpus maximowiczii, Carex nesophila, Salix chamissonis, Minuartia elegans, Aconitum delphinifolium* subsp. *paradoxum, Anemone parviflora, Papaver macounii, Saxifraga stelleriana* s. str., *Potentilla biflora, P. vulcanicola, P. villosula, Oxytropis gorodkovii, Epilobium anagallidifolium, Rhododendron camtschaticum, Dodecatheon frigidum, Gentiana propinqua* s. str., *G. prostrata, Antennaria monocephala, A. dioiciformis, Artemisia globularia, Saussurea angustifolia* (из отсутствующих в нашем списке — *Rumex beringensis* Jurtz. et Petrovsky).

Около 30 видов нашего списка маркируют Крайне-Восточный округ или лишь незначительно проникают в соседний (Колючинский). Рассмотрим их состав подробнее.

Эндемичны для округа *Puccinellia beringensis* (север), *Oxytropis beringensis* (север, бассейн р. Чегитун), *O. deflexa* subsp. *dezhnevii, Taraxacum senjavinense.* Только в соседних пунктах бассейна р. Чегитун обнаружены следующие «точечные эндемики»: *Arabidopsis tschuktschorum* (Jurtz.) Jurtz., *A. bursifolia* (DC.) Botsch. var. *beringensis* Jurtz., *Potentilla dezhnevii* Jurtz. (устье р. Путукунейвеем и среднее течение р. Утавеем), *P. czegitunica* Jurtz., *Oxytropis kateninii* Jurtz. В районе пос. Лаврентия встречается еще один точечный эндемик — *Potentilla beringensis* Jurtz., близкий к *P. wrangelii* Petrovsky с о-ва Врангеля. В целом обращают на себя внимание «осколочный», реликтовый характер чегитунского эндемизма, связь с карбонатными породами и скально-каньонным ландшафтом, наконец, преемственность по отношению к континентальным криоаридным фазам истории Берингии.

Доминирование криоксерофитов континентального склада, общих с Аляской и соседними территориями Северной Америки, отмечается и в составе восточных ко-дифференциальных видов (Юрцев и др., 1978): *Carex petricosa* (север), *Salix rotundifolia* subsp. *dodgeana, S. brachycarpa* subsp. *niphoclada* (север), *Anemone drummondii* s. l. (север), *Dryas ajanensis* subsp. *beringensis,*[1] *Oxytropis borealis, Hedysarum mackenzii, H. americanum* (север), *Phlox alaskensis, Erigeron hyperboreus* (север), *Antennaria compacta, Hulteniella integrifolia, Senecio hyperborealis* subsp. *hyperborealis* (север), «седые» экотипы кальцефильных видов *Dryas* (*D. integrifolia* var. *canescens, D. chamissonis* var. *incana*), *Lesquerella arctica, Braya aenea* subsp. *pseudoaenea* и кальцефильные одуванчики *Taraxacum phymatocarpum, T. lyngeanum, T. hyparcticum* Dahlst. (последние таксоны известны и с о-ва Врангеля). Дифференцированными для округа являются крайне-восточно-чукотские популяции *Carex macrogyna* и *Ranunculus punctatus* Jurtz. (дизъюнкция до известняков Анюйского нагорья),[2] *Kobresia filifolia* subsp. *subfilifolia* (север;

---

[1] На юго-восток Чукотского п-ова заходит *Dryas punctata* subsp. *alaskensis* (Pors.) Jurtz., более широко распространенный на Аляске и в провинции Юкон.

[2] Дизъюнкцию до известняков Анюйского нагорья имеет и *Braya humilis* (C. A. Mey.) Robins. subsp. *arctica* (Böcher) Rollins — вид, общий с Северной Америкой и найденный в бассейне р. Чегитун близ устья р. Путукунейвеем.

дизъюнкция до района выходов ультраосновных пород в среднем течении р. Анадырь), *Potentilla jacutica, P. borealis.*[3] Более стенохорные амфиберингийские эндемики *Papaver walpolei, Primula beringensis,* а из не найденных в 3 наших ЛФ — *Stellaria dicranoides* (Cham. et Schlecht.) Fenzl (северные известняки), *Rumex krausei* Jurtz. et Petrovsky (побережья), *Artemisia senjavinensis* Bess. s. l. (южные известняки), *Podistera macounii* (Coult. et Rose) Marth. et Const., *Polygonum alaskanum* (Small) Wight subsp. *alaskanum* (юго-восток полуострова). Наконец, к аляскинским популяциям территориально близки популяции видов океанического склада с крайнего востока Чукотского п-ова: *Selaginella selaginoides, Poa alpina, Claytonia sarmentosa, Epilobium hornemannii,* а также *Carex bicolor*, отсутствующий в списке. Нельзя не упомянуть также о находках на крайнем востоке Чукотского п-ова 2 американских бореальных видов древесных растений — *Populus balsamifera* (бухта Пенкигней и устье р. Гечмымкен — притока р. Чегитун) и *Viburnum edule* (Катенин, 1980, 1993). Их спутниками в миграции через осушенный Берингийский перешеек могли быть также уже упоминавшиеся *Hedysarum americanum* и *Polygonum alaskanum.*

Свыше 30 не проникших на Аляску видов из приведенного сводного списка 3 ЛФ представляют западный ко-дифференциальный элемент флоры Крайне-Восточного округа (не считая уже упоминавшихся эндемиков округа и других дифференциальных видов). В качестве примера достаточно назвать *Calamagrostis arctica, Scirpus maximowiczii (Maximowiczia japonica* (Maxim.) Khokhr.), *Carex melanocarpa, Salix saxatilis, Polygonum tripterocarpum, Claytonia acutifolia* s. str., *Stellaria fischeriana, Silene stenophylla, Smelowskia jurtzevii, Cardamine hyperborea* s. str., *Saxifraga stelleriana, S. davurica* s. l., *Oxytropis czukotica, O. semiglobosa, Pachypleurum alpinum, Eritrichium villosum, E. tschuktschorum, Artemisia furcata* s. str., *Nardosmia glacialis, Senecio atropurpureus,* а из видов, отсутствующих в нашем сводном списке, — монотипный род *Ermania* (*E. parryoides* Cham. et Schlecht. ex Botsch.), *Salix nummularia* Anderss., *S. reptans* Rupr., *Claytoniella vassilievii* (Kuzen.) Jurtz., *Rhodiola rosea* L., *Oxytropis vassilczenkoi* Jurtz., *Astragalus schelichovii* Turcz., *Helictotrichon dahuricum* (Kom.) Kit., *Crepis chrysantha* Turcz., *Tilingia ajanensis* Regel et Til. и др.

Таким образом, Крайне-Восточный округ обладает сопоставимым позитивным флористическим своеобразием по сравнению с обеими соседними фитохориями — Колючинской и Берингийско-Аляскинской. Однако его негативное своеобразие резко асимметричное — невелико по сравнению с Колючинским округом (где прибавление таксонов, как правило, континентального склада незначительное), но очень существенно по сравнению с Берингийской Аляской (Юрцев и др., 1978), где появляются и эндемичные американские роды, такие как *Lupinus, Boykinia* и др.; это и дает основание для сближения Крайне-Восточного округа с Колючинским и отделения их от арктической Аляски на уровне провинции (Юрцев, 1977; Юрцев и др., 1978).

Согласно ревизованному списку сосудистых растений Чукотской провинции (Юрцев и др., 1979) и нашим еще не опубликованным данным, в Чукотской провинции известно 939 видов (1003 вида и подвида) сосудистых растений. Из них в Западно-Чукотском округе отмечено 676 видов и подвидов, в Крайне-Восточном — 652, в Нижне-Анадырском — 615, в Колючинском — 505. Если учесть, что по своей протяженности Крайне-Восточный округ приблизительно в 8 раз меньше Западно-Чукотского, то можно прийти к заключению, что уровень таксономического и биохорологического (Юрцев, 1991) разнообразия флоры первого очень высок; это подтверждается также и значительными различиями 3 изученных нами флор. В большинстве локальных флор в пределах Крайне-Восточного округа насчитывается свыше 300 видов и подвидов, в нескольких флорах (кутовая часть бухты Пенкигней, р. Пучьэвеем, нижнее течение р. Гетлянен, кутовая часть залива Св. Лаврентия) — от 340 до 360 видов и подвидов, в объединенной флоре северного побережья бухты Пенкигней (реки Песцовая и Уккенивеем) — около 400 видов и подвидов, в ЛФ окр. пос. Янракыннот (к северу от входа в бухту Пенкигней, побережье пролива Сенявина близ устья р. Марич) — 450 видов и подвидов (рекордное для Арктики число!).

---

[3] Из отсутствующих в нашем списке видов дифференциальными являются также *Ranunculus monophyllus* Ovcz. (дизъюнкция до бассейна р. Анадырь), точечный эндемик *Chrysosplenium rimosum* subsp. *dezhnevii* Jurtz. и др.

Факторами столь значительного возрастания биоразнообразия являются общее высокое разнообразие ландшафтов, форм рельефа, литологии (от известняков и основных силикатных пород до кислых разностей гранитов и песчаников), экотопов (включая термоминеральные и холодные минеральные источники, скально-каньонный комплекс, зоогенные луговины, птичьи базары), изрезанность и динамичность береговой линии, мозаичность климатов (близкое соседство доступных морским ветрам ландшафтов побережья, лишенных кустарниковой растительности, и «разнокалиберных» энклавов южных гипоарктических тундр, где высокие кустарники образуют широкий пояс в местах, защищенных от зимних и летних ветров с моря). Но это повышенное разнообразие ландшафтов и экотопов не имело бы такого стимулирующего эффекта для биоразнообразия, если бы не сложный многоэтапный процесс наложения миграций континентальных азиатских и американских элементов флоры, арктических и притихоокеанских, на фоне динамичной и сложной природной истории Берингии (к центральной части которой относится район наших исследований) и чередования морских трансгрессий и регрессий (вплоть до полного обнажения шельфа), оледенений и межледниковий. К этому необходимо добавить не менее важный фактор преемственного развития биоты, несмотря на то что более высокие горные массивы, особенно в юго-восточной части полуострова, глубоко изрезанной фиордами, периодически являлись центрами оледенений (средне- и позднеплейстоценового), оставивших моренные валы в прибрежной зоне акватории (вплоть до о-ва Св. Лаврентия). Однако наблюдения в районе современных крупных ледников на о-ве Элсмира убеждают нас в том, что контакт ледниковых массивов с засушливыми плато и котловинами благоприятен для существования и расселения в близком соседстве хионофобных криоксерофитных и хионофильных мезогигрофитных комплексов. Кроме того, низкогорья и равнины северной части полуострова, очевидно, избежали обширного сплошного оледенения, по крайней мере позднеплейстоценового. О преемственном развитии биоты в бассейнах рек Чегитун и Утавеем свидетельствуют наличие осколочного стенохорного эндемизма, дизъюнктивное произрастание здесь очень многих континентальных криоксерофитов, активность которых резко снизилась уже около 12—14 тыс. лет назад (л. н.), и особенно после 11 тыс. л. н. с наступлением фазы карликовой березки (Юрцев, 1986б; Sher, 1992), наконец, обогащенность флоры северного контура выходов карбонатных пород американскими, локально-берингийскими и континентальными криоксерофильными видами по сравнению с юго-восточным контуром, испытавшим большее воздействие местного горного оледенения.

В заключение рассмотрим соотношения географических групп видов (элементов флоры) в 3 изученных локальных флорах. Для сравнения используем данные Т. М. Заславской (1982) для 13 локальных флор (ЛФ) тундровой части Анюйского нагорья, проанализированные по той же системе географических групп (элементов). Из них к подзоне южных гипоарктических тундр принадлежат ЛФ мыса Крутая Дресва в нижнем течении р. Колымы

(ЛФ № 6 в статье Заславской), пос. Бараниха в среднем течении р. Рау-Чуа (№ 11), р. Энмынвеем (№ 13), оз. Верхний Илирней (№ 22), Средний Люпвеем (№ 23), устье р. Ярамкываам (№ 24). Все перечисленные пункты, кроме пос. Бараниха, расположены вблизи от северного предела лиственничных редколесий, а № 22—24, как и 3 наши флоры, включают в себя выходы карбонатных пород. ЛФ 1 (устье р. Крестовой) и 2 (устье р. Рау-Чуа) расположены на равнинном побережье в подзоне северных гипоарктических тундр (или приморском варианте северных гипоарктических тундр, согласно прежней системе Б. А. Юрцева (1973)), остальные (№ 3, 4, 9, 12, 16) — в подзоне средних гипоарктических тундр или в ней частично (устье р. Медвежки). На анюйские тундровые ЛФ выбор пал ввиду их принадлежности к Западно-Чукотскому округу Континентально-Чукотской подпровинции, представляющему собой «полюс континентальности», тогда как Крайне-Восточный округ Берингийско-Чукотской подпровинции представляет собой «полюс океаничности» (Юрцев, 1973, 1974). Далее мы приведем для сравнения соотношения тех же географических элементов во флорах названных округов в целом. Из географического анализа мы вынуждены были исключить 7 таксонов (видов и гибридов), о распространении которых необходимые данные отсутствуют.

При сопоставлении соотношений широтных (зональных) элементов и их объединений — фракций (криофитной, гемикриофитной и некриофитной; Юрцев, 1981) в 3 приберингийских и 13 анюйских ЛФ показано следующее (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов 3 локальных флор по широтным географическим группам (число таксонов/%)

Широтные группы, фракции	Расположение сравниваемых локальных флор		
	«Нижний Утавеем»	«Вэлтываям»	«Пучьэвеем»
1	31/12.6	36/13.4	57/16.8
2_1	76/30.9	74/27.6	97/28.6
2_2	49/19.9	49/18.3	74/21.8
$1 + 2_1 + 2_2$	156/63.4	159/59.3	228/67.2
3	25/10.2	30/11.2	32/9.4
4	32/13.0	42/15.7	44/13.0
3 + 4	57/23.2	72/26.9	76/22.4
5	29/11.8	35/13.1	32/9.4
6	4/1.6	2/0.7	3/0.9
5 + 6	33/13.4	37/13.8	35/10.3

Примечание. Криофитная фракция, группы: 1 — арктическая, 2_1 — метаарктическая, 2_2 — арктоальпийская. Гемикриофитная фракция, группы: 3 — гипоарктическая, 4 — гипоарктомонтанная. Некриофитная фракция, группы: 5 — арктобореальная (включая арктобореально-монтанную), 6 — бореальная (включая бореально-монтанную) (см.: Юрцев и др., 1979). В подсчетах соотношений географических групп (как и в табл. 2) учтены также подвиды и разновидности со специфическим типом географического распространения.

1. По доле криофитов (около 60—67%) наши 3 ЛФ (с энклавами южных гипоарктических тундр) сопоставимы с 2 анюйскими ЛФ из подзоны северных гипоарктических тундр (№ 1, 2 — 56—66%), тогда как в южнотундровых ЛФ доля криофитов много ниже — 43—48% (и даже 34% в ЛФ Крутая Дресва, включающей в себя долину р. Колымы). По содержанию арктических видов (12.6—16.8%) наши ЛФ лишь немногим уступают 2 северным анюйским (16.0—21.8%) и в 2—4 раза превосходят южнотундровые анюйские (4.5—8.7%). По последнему показателю (21.7%) Крайне-Восточный округ уступает только о-ву Врангеля (36.6%) и в 1.5—2.5 раза превосходит остальные материковые округа Чукотской провинции (8.4—16.3%).

2. По доле гемикриофитов (гипоарктических и гипоарктомонтанных видов) наши 3 ЛФ (22.4% — Пучьэвеем, 23.2% — Нижний Утавеем, 26.8% — Вэтгываям) уступают даже самым северным анюйским ЛФ, не говоря о южнотундровых (как правило, более 30%), при этом гипоарктомонтанных видов заметно больше, чем собственно гипоарктических; то же соотношение наблюдается и в удаленных от побережья анюйских флорах, а в прибрежных обратное! Соответственно доля гемикриофитов во флоре Крайне-Восточного округа минимальна по сравнению с флорами материковых округов (22.4%), максимальна она в обоих округах Южно-Чукотской подпровинции (27.3 и 28.7%).

3. Некриофитная фракция 3 наших ЛФ (арктобореальные и бореальные виды) составляет 10.3—13.8%, по этому показателю она приближается к северным прибрежным анюйским ЛФ (6.8—14.2%) и существенно уступает южнотундровым анюйским (20.7—25.6 и даже 33.3% в ЛФ Крутая Дресва!). То же соотношение справедливо и для группы собственно бореальных видов (0.7—1.6 против 4.7—9.3 и даже 13.7% в южнотундровых анюйских ЛФ). Однако Крайне-Восточный округ в целом и по доле некриофитов (20.2%), и по доле бореальных видов (8.3%) занимает 4-е место среди остальных округов, уступая лишь Западно-Чукотскому, Нижне-Анадырскому и Северовосточно-Корякскому округам. Это можно объяснить лишь обилием редких и спорадически распространенных бореальных реликтов на восточной оконечности Чукотского п-ова.

Итак, общей особенностью зональной структуры 3 изученных ЛФ является ее более северный характер по сравнению с ожидаемым по характеру растительности (наличие обширных энклавов южных гипоарктических тундр). При этом по усилению северных черт (по всем 3 рассмотренным выше показателям) наши флоры выстраиваются в следующий ряд: Вэтгываям→Нижний Утавеем→Пучьэвеем.

14 долготных групп для удобства интерпретации объединены в 5 фракций по отношению их ареалов к фитогеографическому рубежу Берингова пролива (табл. 2). 2 фракции равновесные, с более или менее симметричным распространением: I — циркумполярные виды (1) и амфиокеанические (14); II — амфиберингийские (7, 9, 19); 3 фракции неравновесные: III — азиатские, не «перешедшие» Берингов пролив (2, 3, 4, 5); IV — преимущественно азиатские, «перешедшие» пролив (11, 12); V — преимущественно американские, с явным перевесом американской части ареала (6, 8, 13) над азиатской.

Фракция I, состоящая преимущественно из циркумполярных видов, включает в себя около 1/3 видового состава 3 наших флор, как и в большинстве континентальных анюйских ЛФ, кроме всех приморских, где доля ее, как правило, превышает 40%; однако доля амфиокеанических (приатлантическо-притихоокеанских) видов хотя и мала (0.8—1.9%), в наших флорах она все же выше, чем в континентальных анюйских (где она, как правило, равна нулю). Во флоре Крайне-Восточного округа доля фракции I уменьшается до 27.8% видового разнообразия (ниже она лишь в Западно-Чукотском и Нижне-Анадырском округах — 27.6 и 27.0%). Доля же самих циркумполярных видов во флоре Крайне-Восточного округа (23.8%) минимальна по сравнению со всеми остальными округами Чукотки (в Западно-Чукотском — 26.0%, в Нижне-Анадырском — 24.8, в остальных — 26.7—29.3%), доля же амфиокеанических видов, напротив, максимальна (4.0%).

Доля амфиберингийских видов (II) в 3 наших флорах (28.7—34.1%) существенно выше, чем во всех анюйских ЛФ ((17.1) 20.4—26.6%), и лишь несколько уступает доле видов фракции I. В Крайне-Восточном округе по сравнению с прочими округами доля амфиберингийских видов максимальна (32.3%; в соседнем Колючинском — 29.7, далее — 26.5% и ниже) и заметно превышает долю видов фракции I; Западно-Чукотский округ занимает последнее место по этому показателю (20.7%).

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов 3 локальных флор по долготным географическим группам (число таксонов/%)

Долготные группы, фракции	Расположение сравниваемых локальных флор		
	«Нижний Утавеем»	«Вэтгываям»	«Пучьэвеем»
1	83/33.7	90/33.6	109/32.1
2	2/0.8	4/1.5	3/0.9
3	3/1.2	3/1.1	5/1.5
4	7/2.8	14/5.2	17/5.0
5	3/11.2	8/3.0	20/5.9
6	15/6.1	18/6.7	19/5.6
7	46/18.7	40/14.9	53/15.6
8	10/4.1	11/4.1	14/4.1
9	30/12.2	26/9.7	32/9.4
10	8/3.2	11/4.1	18/5.3
11	15/6.1	14/5.2	18/5.3
12	14/5.7	15/5.6	15/4.4
13	8/3.2	9/3.4	11/3.2
14	2/0.8	5/1.9	5/1.5
Всего	246/100	268/100	339/100
I (1 + 14)	85/34.5	95/35.4	114/33.6
II (7 + 9 + 10)	84/34.1	77/28.7	103/30.4
III (2 + 3 + 4 + 5)	15/6.1	29/10.8	45/13.3
IV (11 + 12)	29/11.8	29/10.8	33/9.7
V (6 + 8 + 13)	33/13.4	38/14.2	44/13.0

Примечание. Фракция I. Панарктическая, группы: 1 — циркумполярная, 14 — амфиокеаническая. Фракция II. Амфиберингийская, группы: 7 — чукотско-западноамериканская, 9 — восточносибирско-западноамериканская, 10 — сибирско-американская. Фракция III. Собственно азиатская, группы: 2 — евразиатская, 3 — сибирская, 4 — восточносибирская, 5 — чукотская. Фракция IV. Преимущественно азиатская, группы: 11 — сибирско-западноамериканская, 12 — евразиатско-западноамериканская. Фракция V. Преимущественно американская, группы: 6 — чукотско-американская, 8 — восточносибирско-американская, 13 — чукотско-американско-западноевразиатская (см.: Юрцев и др., 1979).

По доле собственно азиатских видов (фракция III) наши ЛФ располагаются в восходящий ряд, соответствующий увеличению расстояния ЛФ от Берингова пролива: Нижний Утавеем — 6.1%, Вэтгываям — 10.8, Пучьэвеем — 13.3%. В северных приморских анюйских ЛФ (1, 2) доля этих видов сопоставима (11.3—13.6%), в остальных (континентальных), как правило, она превышает 20%. В Крайне-Восточном округе доля фракции III выше, чем в названных ЛФ (17.1%), но соответствует (вместе с соседним Колючинским округом — 16.9%) минимальной для округов, тогда как в Западно-Чукотском округе фракция III выходит на 1-е место (32.8%) как среди остальных округов, так и среди остальных фракций флоры округа (фракция I — 27.6%).

Доля видов фракции IV (преимущественно азиатских) в 3 ЛФ, напротив, возрастает с приближением к Берингову проливу: Пучьэвеем — 9.7%, Вэтгываям — 10.8, Нижний Утавеем — 11.8%. В средней ЛФ доли азиатских и преимущественно азиатских видов равны, в восточной получает перевес IV фракция, в западной — III. Из анюйских ЛФ лишь в 3 северных приморских доля фракции IV выше (15.4—17.3%; в ЛФ 1 и 2 она выше доли фракции III), в остальных ЛФ она составляет 10.3—13.1% и почти в 2 раза ниже доли собственно азиатских видов. В Крайне-Восточном округе доля преимущественно азиатских видов (8.7%) минимальна по сравнению и с другими округами, и с остальными фракциями той же флоры. Западно-Чукотский округ по этому же показателю на предпоследнем месте среди округов и на последнем — среди остальных фракций. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что даже в

Крайне-Восточном округе доля преимущественно азиатских видов вдвое меньше таковой собственно азиатских (в Западно-Чукотском — более чем втрое!); это говорит о более равномерном распространении первых по ЛФ округа и о большей редкости и спорадичности — в округе собственно азиатских видов.

Наконец, преимущественно американские виды (фракция V) в 3 наших ЛФ составляют 13.0—14.2%, что несколько превосходит долю преимущественно азиатских видов, а в ЛФ «Нижний Утавеем» и «Вэтгываям» — и собственно азиатских. В анюйских ЛФ доля американских видов минимальна в 3 приморских флорах (5.3—6.9%), в остальных варьирует от 7.0 до 10.0%. В Крайне-Восточном округе доля их максимальна по сравнению с прочими округами (14.1%; в Западно-Чукотском она минимальна — 9.6, то же в Центрально-Чукотском) и превышает долю преимущественно азиатских видов (8.7%).

Указанные соотношения долготных элементов и фракций во флоре восточной и западной окраин Чукотской провинции в основном соответствуют ожидаемым, если исходить из наличия долготного флористического градиента (выклинивание азиатских видов к востоку и американских — к западу). Выявляются существенные различия в долготно-географической структуре крайневосточных («чегитунских») и крайнезападных («анюйских») локальных флор. В первых на 2 первых места выдвигаются обе равновесные фракции — I и II, приблизительно равнозначные по видовому разнообразию (во флоре же Крайне-Восточного округа (амфиберингийская) фракция II имеет даже небольшой перевес!). Ко второму уровню разнообразия относятся фракции III—V, где азиатский (в широком смысле) элемент явно преобладает, хотя фракция преимущественно американских видов имеет перевес над преимущественно азиатской, а в 2 случаях из 3 — и над собственно азиатской. Во флоре округа в целом эта фракция занимает место между фракциями III и IV.

В анюйских ЛФ фракция I в 1.5—2 раза богаче по видовому составу, чем амфиберингийская (II); американская (V) фракция — на последнем месте; в большинстве флор, удаленных от побережья, собственно азиатская фракция (III) в 1.5—2 раза богаче видами, чем преимущественно азиатская (IV), за исключением 2 северных приморских флор, где перевес на стороне фракции IV. В структуре же флоры Западно-Чукотского округа собственно азиатская фракция выходит на 4-е место по видовому разнообразию, амфиберингийская — на 3-м месте, а преимущественно азиатские и преимущественно американские виды относительно уравновешивают друг друга (незначительный перевес американских видов).

Таким образом, полевые исследования 1991 г. существенно дополнили накопленные ранее данные о флоре района выходов карбонатных пород на северо-востоке Чукотского п-ова — одной из самых богатых и едва ли не самой оригинальной в пределах Чукотской тундры флор — и позволили составить ее общую характеристику. Флора бассейна р. Чегитун — одна из самых ярких жемчужин берингийской Арктики и может дать еще немалый урожай непредсказуемых флористических находок — ботанических свидетельств истории Берингии. Безусловно, необходимо провести ее сплошное (а не выборочное) изучение и установить заповедный режим.

На стадии обработки материалов и их представления к печати настоящая работа получила поддержку в виде двух стипендий — Фонда Дж. Сороса по биологическому разнообразию и гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект 93-04-20056).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вехов Н. В. Высшие растения водоемов в низовьях рек Утавээм и Чегитун (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 7. С. 45—52.

Заславская Т. М. Конспект флоры тундровой части Анюйского нагорья (Западная Чукотка). Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1981. № 5112-81. 130 с.

Заславская Т. М. Изучение флоры Анюйского нагорья (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 185—195.

Катенин А. Е. Американские виды *Populus balsamifera* L. (*Salicaceae*) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (*Caprifoliaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 414—421.

Катенин А. Е. Вторая находка *Populus balsamifera* (*Salicaceae*) на востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 104—112.

Цвелев Н. Н. Род Рдест — *Potamogeton* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 317—335.

Юрцев Б. А. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 945—964.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

Юрцев Б. А. Некоторые вопросы ботанической географии Северо-Восточной Азии // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 6. С. 832—847.

Юрцев Б. А. Распределение криофитов во флорах Чукотской тундры // Биологические проблемы Севера. Тез. докл. IX Симп. Сыктывкар, 1981. Ч. I. С. 50.

Юрцев Б. А. Род *Potentilla* L. — Лапчатка // Арктическая флора СССР. Л., 1984. Вып. IX. Ч. 1. С. 137—234.

Юрцев Б. А. Род *Astragalus* L. — Астрагал // Арктическая флора СССР. Л., 1986а. Вып. IX. Ч. 2. С. 20—61.

Юрцев Б. А. Мегаберингия и криоксерические этапы истории ее растительного покрова // Комаровские чтения (Владивосток). 1986б. Вып. XXXIII. С. 3—53.

Юрцев Б. А. Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 305—313.

Юрцев Б. А. Новые таксоны рода *Potentilla* (*Rosaceae*) с арктической Аляски // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 11. С. 78—87.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Резванова Г. С. Три локальные флоры карбонатных ландшафтов на северо-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 1. С. 34—46.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; Вып. 6. С. 74—86.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Sher A. V. Biota and climate in arctic Northeastern Siberia during the Pleistocene / Holocene transition // The 22nd Arctic Workshop. Program and Abstracts. Boulder, 1992. P. 125—127.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16.XII 1993

SUMMARY

The most important floristic finds that were made by the authors in 3 localities within the extensive area of Paleozoic carbonate rock outcrops in the northeastern Chukotka Peninsula, are discussed: in the lower reaches of Utaveyem River, in the vicinities of the conjunction of Chegitun River with its tributary Vetgyvaam River, and in the vicinities of the Pucheveyem cold mineral springs (Yurtsev et al., 1994). Some features of the composition of the above local floras (LF) are considered, which substantiate their inclusion into the Far-East area of the Beringian-Chukotka subprovince of the Chukotka Province; variety of cryo-xerophilous relicts was discovered, including some endemics. The comparison of the proportions of geographic elements of flora in the above 3 LF with those in the southern tundra LF of the Anyui Mts. (Zaslavskaya, 1982) revealed the more northern aspect of the former floras along with important distinctions between the East Chukotka LF and the Anyui ones in their longitudinal geographic structure (e. g., the amphi-Beringian fraction in the former is comparable in its species diversity to the circumpolar fraction; in the second layer, with respect to species diversity, are the Asian proper, predominantly-American, and the predominantly-Asian fractions).

УДК 581.524.3(470.22)
© 1994

Г. А. Елина, О. Л. Кузнецов, Э. И. Девятова, Р. М. Лебедева,
А. И. Максимов, Н. В. Стойкина

СОВРЕМЕННАЯ И ГОЛОЦЕНОВАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА ПААНАЯРВИ (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ КАРЕЛИЯ)

G. A. ELINA, O. L. KUZNETSOV, E. I. DEVYATOVA, R. M. LEBEDEVA, A. I. MAKSIMOV, N. V. STOIKINA. THE PRESENT-DAY AND HOLOCENE VEGETATION OF THE PAANAJÄRVI NATIONAL PARK (NORTHWESTERN KARELIA)

В новых материалах подчеркивается специфика хорологических и динамических закономерностей современной и голоценовой растительности лесов и болот национального парка Паанаярви (северо-западная Карелия). Резко расчлененный рельеф с отдельными горными возвышенностями высотой до 570 м над ур. м., безлесными на вершинах, определяет мозаичный характер растительности. Значительный интерес представляют ельники крупнотравные приручейные, висячие травяные и травяно-моховые евтрофные болота с разреженным древостоем ели и многочисленными ключевыми буграми. На основании серии эталонных субрецентных спектров реконструированная растительность голоцена получила объективную оценку. Сукцессионный ряд зональной растительности голоцена представлен основными сменами климаксовой растительности: тундры → редколесье → сосняки северо- и среднетаежные → ельники северотаежные. В динамике болот отмечено определенное своеобразие, которое выразилось в зависимости их возраста и растительности от климатических и гидрологических факторов.

Территория национального парка Паанаярви, основанного в 1992 г., изучена пока слабо. Площадь его составляет 109 тыс. га (рис. 1). Имеются лишь общие сведения по низкогорному ландшафту Маанселькя, выделяемому по специфическим свойствам флоры, растительности, рельефа, геологии и гидрологии в самостоятельные природные выделы (Казакова, 1961; Раменская, Шубин, 1975; Раменская, 1983; Елина и др., 1984; Геоботаническое районирование..., 1989). Все наиболее типичные черты этого ландшафта представлены в национальном парке Паанаярви, который примыкает к национальному парку Оуланка в Финляндии. В целом они составляют уникальный охраняемый природный комплекс на севере Европы.

В течение 1988—1990 гг. парк изучался маршрутным методом специалистами разных направлений из Карельского научного центра РАН — геологами, геоморфологами, гидрологами, ботаниками, болотоведами и др. Результаты этих исследований кратко изложены в докладе «Национальный парк Паанаярви» (1991) (препринт).

Основная цель настоящей статьи состоит в сопоставлении новых данных по растительности мало изученной территории с ее динамикой в голоцене; в выявлении последовательности зональных и локальных смен и времени становления современных растительных комплексов; в согласовании современной и прошлой растительности с помощью субрецентных спорово-пыльцевых спектров.

Статья основана на оригинальных материалах авторов: растительность, стратиграфия и химия торфяных болот исследованы О. Л. Кузнецовым и

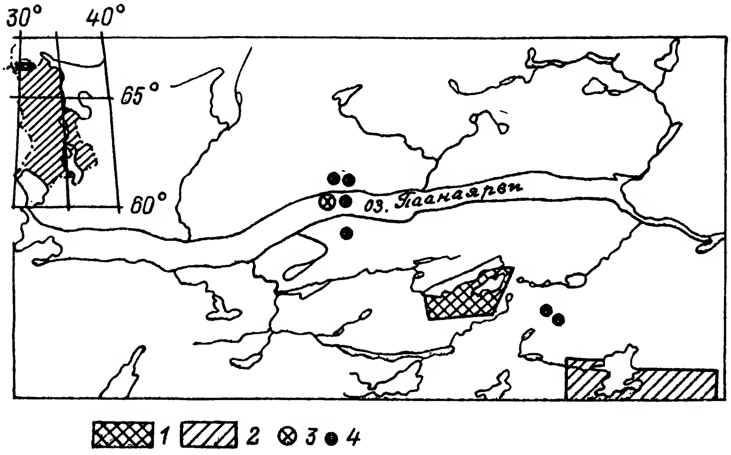


Рис. 1. Район исследования.

1, 2 — территория изучения болот наземными методами (*1*), с помощью аэрофотоснимков (*2*); *3, 4* — места отбора образцов на спорово-пыльцевой анализ — донных осадков (*3*), поверхностных проб (*4*).

А. И. Максимовым, анализ ботанического состава торфа и степени его разложения выполнен Н. В. Стойкиной, субрецентных спорово-пыльцевых спектров — Э. И. Девятовой, донной колонки — Р. М. Лебедевой. Г. А. Елиной проведено обобщение материала и написана статья.

Крупный денудационно-тектонический рельеф, преобладающий на территории парка, характеризуется чередованием горных возвышенностей (тунтури) с безлесными вершинами, более низких гряд, покрытых лесом, и межгорных понижений с небольшим чехлом моренных и водно-ледниковых отложений. Рельеф обусловлен крупными разломами и вертикальными смещениями по их линиям (Лукашов, 1976). Самые высокие отметки составляют 500 м над ур. м. и более (горы Нуорунен, Кивакка, Пяйнур и др.). В центре парка расположено оз. Паанаярви, занимающее трещинную котловину. Это озеро, относящееся к числу наиболее глубоких малых озер мира (128 м гл.), имеет субширотное простирание и крутые ступенчатые берега с абсолютными отметками до 300—400 м, где наблюдается крупный и мелкий линейный грядовый рельеф. С запада на восток озеро протянулось на 24 км, а ширина его не превышает 1.0—1.4 км. Абсолютные отметки зеркала воды 136.6 м.

На территории парка господствуют еловые (коренные и квазикоренные) леса, составляющие 68% от всех типов (Национальный парк..., 1991); их описания в этой работе не приводятся. В литературе имеются лишь очень краткие и обобщенные сведения о растительности ельников северной Карелии (Яковлев, Воронова, 1959; Растительность..., 1980, Геоботаническое районирование..., 1989).

Подробные описания разных типов ельников к югу от оз. Паанаярви выполнены О. Л. Кузнецовым в 1988 г. Ельники чернично-зеленомошные и чернично-воронично-зеленомошные из *Picea obovata*[1] занимают плакоры и склоны, по которым поднимаются до высот 270—445 м. Древостой в этих типах разреженный (сомкнутость крон 0.2—0.4); высота ели 14—16 м, диаметр стволов 16—18 см. Иногда в незначительной примеси встречается береза пушистая *Betula pubescens*. Кустарниковый ярус разрежен и состоит из *Salix caprea, Juniperus communis, Sorbus aucuparia*. Среди кустарничков доминируют *Vaccinium myrtillus* и *Empetrum hermaphroditum* в разных сочетаниях с некоторым преобладанием первой. Роль вороники возрастает до 30—40% на участках со слабо развитым почвенным слоем. В травяном ярусе чаще всего встречаются *Linnaea borealis, Trientalis europaea, Chamaepericlymenum suecicum, Maianthemum bifolium, Luzula pilosa, Lerchenfeldia flexuosa, Solidago virgaurea.* В травостое обычны плауны *Diphasiastrum complanatum, Lycopodium annotinum, L. dubium.* Моховой покров пятнистый, с преобладанием *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Dicranum polysetum, Polytrichum commune, Barbilophozia lycopodioides*, иногда — *Sphagnum russowii* и *S. girgensohnii.*

---

[1] Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981), листостебельных мхов — по работе М. С. Игнатова и О. М. Афониной (1992), печеночных мхов — по работе Н. А. Константиновой, А. Д. Потемкина, Р. Н. Шлякова (1992).

В районе довольно часто встречаются ельники крупнотравные, развивающиеся вдоль ручьев или у подножия гряд, где происходит выклинивание богатых грунтовых вод. В травяном ярусе наиболее часты *Carex cespitosa, C. loliacea, Molinia caerulea, Digraphis arundinacea, Calamagrostis purpurea, Melica nutans, Milium effusum, Athyrium filix-femina, Diplazium sibiricum, Filipendula ulmaria, Crepis paludosa, Actaea erythrocarpa, Cicerbita alpina* и др. В таких ельниках в парке иногда встречается *Cypripedium calceolus*, внесенный в «красные книги» России, Карелии и Финляндии. В пестром моховом покрове преобладают *Sphagnum warnstorfii, S. girgensohnii, Rhytidiadelphus triquetrus, Tomentypnum nitens*, виды *Campylium, Drepanocladus, Fissidens.*

Для слабопроточных депрессий и окраек болот типичны ельники сфагновые разной трофности. В их напочвенном покрове чаще всего доминируют *Equisetum sylvaticum, Rubus chamaemorus, Carex globularis* с участием лесных и болотных кустарничков. Моховой покров образован *Sphagnum angustifolium, S. magellanicum, S. russowii, S. girgensohnii, Polytrichum commune.*

Вертикальная поясность четко выражена на тунтури при высотах более 450 м над ур. м. Конкретные геоботанические описания выполнены по склонам гор Сиеппинунтури (абсолютная высота 538 м) и Кометтоваара (459 м). Их описания достаточно близки к описаниям подобных профилей финской Лапландии и горы Нуорунен (Kalliola, 1939). По склонам ельники поднимаются обычно до абсолютной высоты 400 (445) м; далее до высоты 500 м находится пояс березового (*Betula tortuosa*) криволесья (высота березы не превышает 3—4 м) иногда с низкорослой елью. В травяно-кустарничково-моховом, как правило, мозаичном ярусе этих березняков виды либо располагаются отдельными куртинами, либо образуют 2—3-видовые куртины. Это преимущественно *Arctous alpina, Empetrum hermaphroditum, Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, V. uliginosum, Chamaepericlymenum suecicum, Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Cetraria nivalis.*

Плоские вершины тунтури заняты тундровыми кустарничково-зеленомошными и кустарничково-лишайниковыми сообществами, где преобладают *Betula nana, Arctous alpina, Empetrum hermaphroditum, Chamaepericlymenum suecicum, Pleurozium schreberi, Cetraria nivalis*, виды *Cladina* с участием *Diphasiastrum alpinum, Lycopodium dubium, Juncus trifidus*; изредка встречается *Loiseleuria procumbens.* Отдельные куртины образованы *Picea obovata* высотой 1—2 м.

Столь же специфичны и болота на территории парка. Возвышенность Маанселькя ранее выделялась в отдельный болотный район, который характеризуется небольшой заболоченностью (около 10%) и согосподством аапа болот северокарельского варианта (Юрковская, 1971) и травяно-гипновых евтрофных склоновых болот (Елина и др., 1984).

Первые наземные исследования растительности и стратиграфии болот в этом районе проводились в 1957 г. в окр. Софпорога (Юрковская, 1964) и в 1977—1978 гг. у Соколозера и оз. Куопсуарви (в 15—20 км к северу и северо-востоку от Паанаярви) (Кузнецов, Елина, 1982). В Финляндии, на территории, примыкающей непосредственно к парку Паанаярви, леса и болота

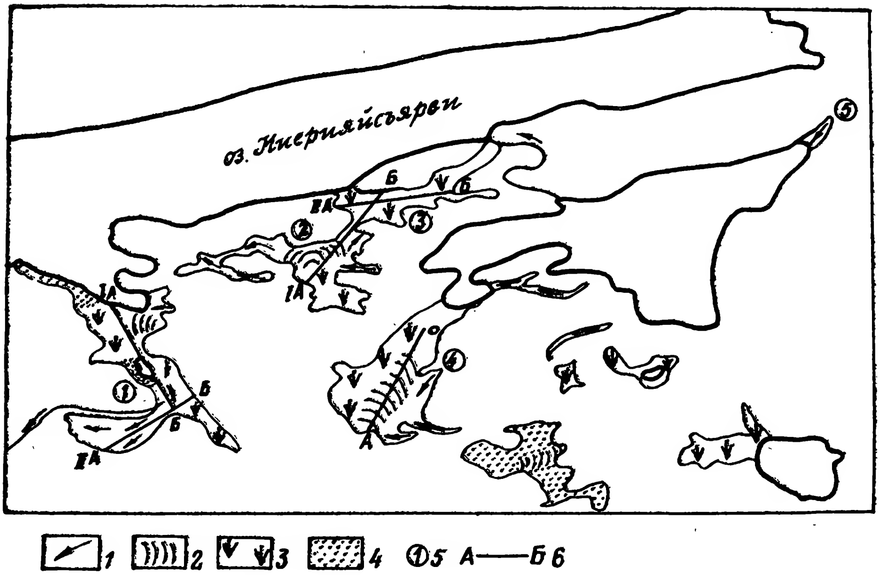


Рис. 2. Фрагмент карты типов болот.

1 — травяные и травяно-моховые евтрофные, висячие; *2* — кольцевые грядово-мочажинные аапа евтрофно-мезотрофные; *3* — травяно-сфагновые мезотрофные; *4* — сфагновые грядово-мочажинные и кустарничково-сфагновые олиготрофные; *5* — номера изученных болот (цифры в кружках: *1* — Ниеришуо, *2* — Светшуо, *3* — Исошуо, *4* — Богатое, *5* — Крутое); *6* — стратиграфические профили.

изучались с начала века (Auer, 1922; Havas, 1961; Vasari, 1962; Seppälä, Koutaniemi, 1985, и др.).

В 1988 г. нами проведены наземные работы вокруг оз. Исо-Ниерияйсъярви (в 3 км к югу от оз. Паанаярви), где подробно изучены растительность и стратиграфия 5 болотных систем, каждая из которых состоит из 2—3 болотных массивов, имеющих свой первоначальный очаг заболачивания. Кроме того, методом аэрофотодешифрирования исследована территория к юго-востоку от южной оконечности оз. Паанаярви (рис. 1). Каждый из этих «кустов» имеет свои отличительные особенности, зависящие от рельефа и гидрологии. В первом случае заболоченность не превышает 10—15%, а среди болот преобладают склоновые евтрофные травяно-моховые болота (рис. 2); во втором — «лицо» куста определяют аапа болота, а заболоченность повышается до 20—25%.

Более подробно остановимся на характеристике наземно исследованных болот, имеющих определенную специфику на фоне общих показателей болотного района. Рельеф изученной территории — резко расчлененный грядовый, тектонического генезиса. В разломах и межгрядовых понижениях располагаются озера и болота, причем последние часто имеют озерный генезис. Болота небольшие по площади — от 1—5 до 30 га. Они обильно снабжаются довольно богатыми грунтовыми водами (напорными и делювиальными), в результате чего большинство из них до настоящего времени находится на евтрофной или евтрофно-мезотрофной стадии развития. По растительному покрову межгрядовые болота типизируются как травяно-гипновые евтрофные и грядово-мочажинные аапа с преобладанием первых.

Травяно-гипновые болота располагаются на склонах гряд, в троговых долинах, и часто имеют обильные выходы грунтовых вод, которые и привели к заболачиванию склонов и развитию своеобразных «висячих» болот, впервые описанных V. Auer (1922) в Финляндии, в провинции Куусамо, занимающей западный склон возвышенности Маанселькя. Изученные в районе оз. Паанаярви небольшие висячие болота или развиваются самостоятельно, или входят в состав болотных систем, соединяя болотные массивы, находящиеся на разных высотных уровнях (рис. 3, 4). Эта особенность является одной из главных отличительных характеристик данного района.

На территории парка выделены 4 типа болотных массивов и несколько их вариантов, которые далее описываются в порядке их значимости: I — травяной и травяно-моховой евтрофный и евтрофно-мезотрофный, II — аапа кольцевой евтрофно-мезотрофный, периферически олиготрофный; III — травяно-сфагновый мезотрофный (мезотрофно-олиготрофный), периферически олиготрофный; IV — сфагновый грядово-мочажинный и кустарничково-сфагновый олиготрофный. Наиболее подробно в статье описаны склоновые болота (тип I).

I. Травяные и травяно-моховые евтрофные и евтрофно-мезотрофные болота занимают узкие распадки на склонах крупных гряд или депрессии в грядовом рельефе. Тип объединяет два варианта — склоновые, или висячие, и условно «долинные».

Наибольший интерес представляет первый вариант, практически не описанный в русскоязычной литературе. Склоновые болота характеризуются значительными уклонами — от 3 до 5 м на 100 м поверхности (уклон 0.03—0.05). Они как бы висят в узких распадках, «питаясь» обильно поступающими грунтовыми и поверхностными водами (рис. 3).

В местах выходов напорных грунтовых вод (часто в виде родников) развиваются своеобразные ключевые болотца или ключевые бугры, площадь которых обычно составляет несколько десятков квадратных метров. Во флоре ключевых болот распространены холодолюбивые кальцефильные виды: *Poa alpigena, Saxifraga hirculus, Epilobium davuricum, E. alsinifolium, E. hornemannii, Salix myrsinites, Juncus triglumis, Equisetum variegatum, Pedicularis sceptrum-carolinum, Angelica norvegica, Cratoneuron filicinum, Philonotis fontana, Bryum pseudotriquetrum, B. weigelii, Tomenthypnum nitens, Paludella squarrosa, Meesia triquetra, M. uliginosa.* Большинство названных видов — редкие в Карелии. Наряду с ними еще целый ряд редких растений приурочен к ключевым болотам (*Bartsia alpina, Carex adelostoma, C. buxbaumii, C. appropinquata, C. capitata, Salix myrsinites, Utricularia minor, Pinguicula alpina, Calliergon richardsonii, Pseudocalliergon trifarium, Fissidens osmundoides, Tayloria lingulata, Splachnum vasculosum, Cinclidium subrotundum, Sphagnum subtile, S. subnitens*).

Очень специфичны и растительные сообщества в самих ключах и вокруг них. Они обычно занимают площадь от 1—2 до 5—10 м^2 и часто образуют четкий экологический ряд — от плавающих гипновых сплавинных до кустарниково-травяно-сфагновых сообществ. Среди наиболее распространенных из них можно назвать следующие: Salix myrsinites — Equisetum palustre + + Carex cespitosa + Saxifraga hirculus — Philonotis sp. + Marchantia sp.; Salix mursinites + S. phylicifolia — Equisetum palustre + Saussurea alpina + Crepis paludosa — Sphagnum warnstorfii; Poa alpigena + Equisetum palustre + Saxifraga hirculus + Epilobium alsinifolium—Philonotis fontana.

На висячих болотах преобладают полидоминантные сообщества с мозаичной, реже комплексной структурой. Чаще всего встречаются следующие.

1) Елово-ивово-травяно-сфагновые с формулой древостоя 8Е2Б и сомкнутостью 0.1—0.2 (Picea obovata — Salix phylicifolia — Equisetum palustre + + Crepis paludosa + Geranium sylvaticum — Sphagnum warnstorfii). Покрытие последнего составляет 45% поверхности.

2) Кустарниково-травяно-моховые с елью (Juniperus communis — Molinia caerulea + Baeothryon caespitosum + Bartsia alpina + Potentilla erecta — Sphagnum warnstorfii + Campylium stellatum).

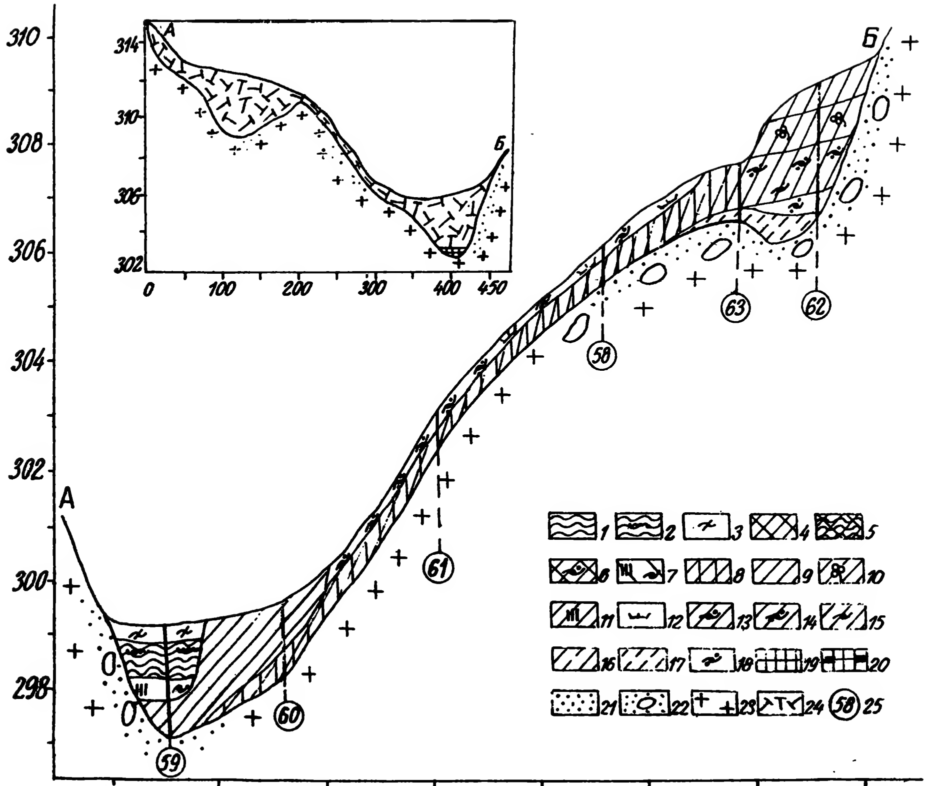


Рис. 3. Стратиграфический профиль болота Ниеришуо (профиль II; рис. 2).

Слева вверху — контур системы болот Светщуо и Исошуо, объединенных висячим болотом. Виды торфа. *1—3* — верховые: *1* — пушицевый, *2* — пушицево-сфагновый, *3* — сфагновый фускум; *4—7* — переходные: *4* — осоковый, *5* — осоково-пушицевый, *6* — осоково-сфагновый, *7* — шейхцериево-сфагновый; *8—18* — низинные: *8* — древесно-осоковый, *9* — осоковый, *10* — вахтово-осоковый, *11* — шейхцериево-осоковый, *12* — пухоносовый, *13* — осоково-сфагновый с *Sphagnum teres*, *14* — то же с *S. warnstorfii*, *15* — то же с *S. subsecundum*, *16* — гипново-осоковый, *17* — гипновый, *18* — сфагновый из *Sphagnum warnstorfii*. *19* — сапропель; *20* — сапропель с растительными остатками; *21—23* — подстилающие породы: *21* — песок, *22* — валуны, *23* — коренные породы. *24* — торф; *25* — номера буровых скважин. По горизонтальной оси — расстояние по профилю, м; по вертикальной — высота над уровнем моря, м.

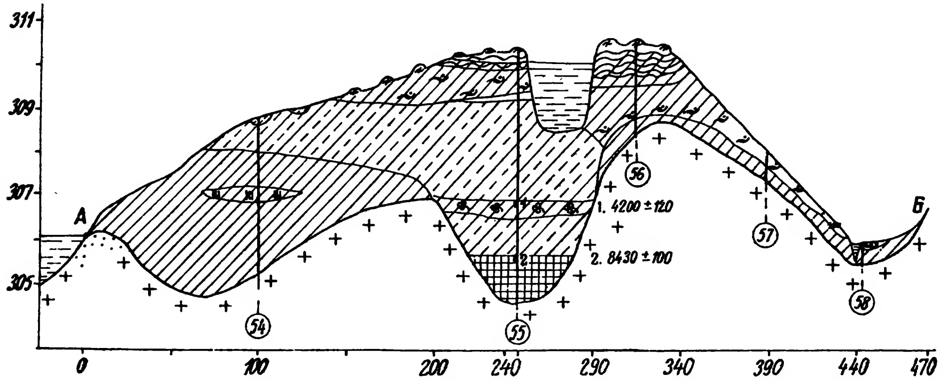


Рис. 4. Стратиграфический профиль болота Ниеришуо (профиль I; рис. 2).

Обозначения те же, что и на рис. 3.

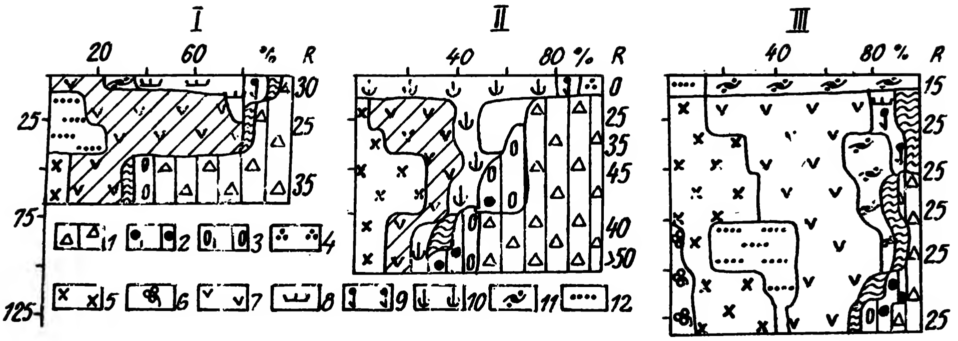


Рис. 5. Стратиграфические колонки торфа висячих болот.

Болота: *1* — Ниеришуо (рис. 4, скв. 58); *II*, *III* — Крутое (рис. 2, 5). Растительные остатки в торфе: *1* — ель, *2* — сосна, *3* — береза, *4* — кустарнички, *5* — хвощ, *6* — вахта, *7* — осоки, *8* — пухонос, *9* — молиния, *10* — *Sphagnum angustifolium*, *11* — *S. warnstorfii*, *12* — *Bryales*. По вертикальной оси — глубина, см.

3) Травяно-сфагновые (Molinia caerulea + Carex vaginata + Equisetum palustre + Bartsia alpina + Saussurea alpina — Sphagnum warnstorfii).

При кочковато-равнинном (западинном) микрорельефе повышения заняты сообществами кустарничково-травяно-моховыми с елью и можжевельником (Empetrum hermaphroditum — Potentilla erecta — Sphagnum fuscum + + Pleurozium schreberi; Betula nana + Empetrum hermaphroditum — Molinia caerulea + Baeothryon caespitosum — Sphagnum warnstorfii). На коврах и понижениях распространены травяно-сфагновые или травяно-гипновые сообщества (Baeothryon caespitosum + Potentilla erecta — Sphagnum warnstorfii; Baeothryon caespitosum — Campylium stellatum).

Торфяные залежи висячих болот, как правило, неглубоки — 0.5—1 (до 1.3) м. Они сложены в придонных слоях еловым или елово-осоковым, елово-хвощовым низинными торфами, которые перекрыты осоковым, осоково-гипновым, хвощово-осоковым видами торфа. Самый поверхностный слой (0.3 м) на повышениях рельефа образован сфагновым торфом из *Sphagnum warnstorfii*, реже *S. angustifolium* (рис. 5).

Торфа висячих болот имеют высокую зольность и содержат большое количество кальция, калия, натрия, фосфора, серы, значительно превышающее средние показатели для низинных торфов Карелии (Максимов, 1988). Больше всего макроэлементов отмечено в придонном слое в хвощово-осоковом и древесно-хвощовом низинных торфах (табл. 1). В целом наблюдается довольно равномерное распределение содержания минеральных элементов по профилю залежи, что свидетельствует о постоянном снабжении болота в процессе его развития очень минерализованными грунтовыми водами. Их влияние сказывается и в настоящее время, так как в деятельном горизонте отмечена большая концентрация кальция, калия и железа.

Второй вариант болот травяно-мохового типа условно назван «долинным». Эти болота занимают депрессии (лога, котловины) между тунтури в крупном и мелком грядовом рельефе, вдоль рек, по берегам озер. Отличаются от склоновых болот более однородным растительным покровом, наличием слабо выраженных транзитных топей и размещением в своем центре более топяных по сравнению с периферией растительных сообществ. Поверхность болот плоская или слабовогнутая. В растительном покрове преобладают пухоносово-гипновые сообщества с *Campylium stellatum, Scorpidium scorpioides, Sarmenthypnum sarmentosum*. Флора их близка к описанной выше для первого варианта.

II. Кольцевые аапа евтрофно-мезотрофные болота развиваются обычно в логовидных депрессиях и чаще всего входят в состав простых или сложных систем, состоящих из нескольких однотипных или

ТАБЛИЦА 1

Содержание макроэлементов в торфяной залежи висячего болотного массива Крутое (скв. 52)

Глубина, м	Вид торфа	Степень разложения, %	Зольность, %	Макроэлементы									
				K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Fe_2O_3	MnO	Al_2O_3	SiO_2	P_2O_5	SO_3
0.25	Сфагновый низинный	10	10.40	$\frac{6.64}{0.083}$	$\frac{2.0}{0.025}$	$\frac{327.2}{4.09}$	$\frac{14.4}{0.18}$	$\frac{12.0}{0.15}$	$\frac{0.08}{0.001}$	$\frac{14.4}{0.18}$	$\frac{50.40}{0.63}$	$\frac{32.00}{0.40}$	$\frac{12.80}{0.16}$
0.5	Осоково-хвощовый + осоковый низинный	25	10.0	$\frac{5.45}{0.047}$	$\frac{3.94}{0.034}$	$\frac{385.1}{3.32}$	$\frac{19.72}{0.17}$	$\frac{4.87}{0.042}$	< 0.001	$\frac{16.24}{0.14}$	$\frac{56.84}{0.49}$	$\frac{27.84}{0.24}$	$\frac{140.36}{1.21}$
0.75	Осоково-хвощовый низинный	25	10.5	$\frac{5.34}{0.046}$	$\frac{13.92}{0.12}$	$\frac{479.0}{4.13}$	$\frac{19.72}{0.17}$	$\frac{5.22}{0.045}$	< 0.001	$\frac{16.24}{0.14}$	$\frac{51.04}{0.44}$	$\frac{30.16}{0.26}$	$\frac{158.92}{1.37}$
1.0	Осоково-гипновый низинный	25	10.41	$\frac{3.48}{0.030}$	$\frac{11.02}{0.095}$	$\frac{496.5}{4.28}$	$\frac{19.72}{0.17}$	$\frac{3.94}{0.034}$	< 0.001	$\frac{11.37}{0.098}$	$\frac{55.68}{0.48}$	$\frac{23.20}{0.20}$	$\frac{168.20}{1.45}$
1.3	Хвощово-осоковый + древесно-хвощовый низинный	25	15.92	$\frac{17.4}{0.15}$	$\frac{30.16}{0.26}$	$\frac{532.44}{4.59}$	$\frac{26.68}{0.23}$	$\frac{20.88}{0.18}$	$\frac{0.12}{0.001}$	$\frac{88.16}{0.76}$	$\frac{415.28}{3.58}$	$\frac{19.72}{0.17}$	$\frac{223.88}{1.93}$

Примечание. В числителе приводится содержание элементов в мг/100 см^3, а в знаменателе — % на абсолютно сухое вещество.

разнотипных массивов. Уклоны по траверзу хорошо выражены — от 0.5 до 1 м на 100 м (рис. 4). В поперечном разрезе массивы имеют вогнутую поверхность. Ход их развития периферически олиготрофный, т. е. центральные комплексы имеют более богатое питание, а периферия и окрайки — более бедное (мезотрофные или олигомезотрофные). Тип объединяет два варианта.

1) Климаксовые аапа с хорошо развитыми грядово-мочажинными и грядово-озерковыми комплексами, занимающими почти весь массив (50—70% площади). В этих комплексах сообществ преобладают сочетания Sphagneta warnstorfii (subfulvii) + Herbeta; S. papillosi + Herbeta. Нередко в мочажинах господствуют травяно(осоково)-гипновые сообщества (Herbeto-hypneta). На грядах часто встречается ель высотой 1.5—2 м.

2) Развивающиеся (лабильные) аапа с формирующимся грядово-мочажинным комплексом, расположенным по траверзу массива. Площадь комплексов не превышает 30% всего массива. В растительном покрове господствуют те же сочетания сообществ.

Доминирующими видами трав всех аапа болот являются: на повышениях микрорельефа — *Molinia caerulea, Baeothryon caespitosum, Carex lasiocarpa, Potentilla erecta*, довольно часто встречается *Baeothryon alpinum*; в мочажинах — *Carex limosa, C. livida, C. chordorrhiza, Baeothryon caespitosum, Menyanthes trifoliata.* Периферия аапа болот занята сосново(елово)-кустарничково-сфагновыми или кустарничково-травяно-сфагновыми сообществами (мезотрофными или мезоолиготрофными). По составу флоры аапа болота близки к вышеописанным травяно-моховым, однако на них отсутствуют виды, характерные для ключей.

Торфяные залежи, глубина которых колеблется в пределах 3.5—6 м, низинные топяные, сложены чаще всего осоковым, осоково-гипновым и гипновым торфом.

III. **Травяно-сфагновые мезотрофные (мезоолиготрофные) болота** встречаются значительно реже, преимущественно в неглубоких депрессиях крупно- и мелкогрядового рельефа и питаются обедненными грунтовыми водами. Поверхность массивов обычно плоская, уклоны слабые. Тип объединяет два варианта. Первый характеризуется сплошным сфагновым покровом (70—100%). К эдификаторам — олиготрофным видам *Sphagnum anqustifolium, S. fuscum, S. magellanicum* — в значительном количестве примешиваются виды мезотрофной и мезоевтрофной экологии (*S. warnstorfii, S. fallax, S. majus, Warnstorfia exannulata, Campylium stellatum*). В травяном ярусе доминируют *Molinia caerulea, Baeothryon caespitosum, Eriophorum vaginatum, Rubus chamaemorus.* На периферии растительность более бедная, сфагновая, часто с елью. Во втором варианте травяно-сфагновых болот наблюдается довольно однородный ковер сфагновых мхов (*Sphagnum fuscum, S. angustifolium, S. magellanicum, S. papillosum*). Виды мезотрофной и мезоевтрофной экологии редки. Доминируют те же травы и некоторые кустарнички. Болота обычно облесены низкорослой сосной и елью. Периферия не выделяется. Торфяная залежь переходная топяная и сложена в верхней ее половине осоковыми переходными, шейхцериевыми, пушицевыми и сфагновыми верховыми и переходными видами. Подстилается залежь осоково-гипновыми низинными или осоковыми переходными видами торфа. Глубина торфа 1—2 м.

IV. **Сфагновые грядово-мочажинные и кустарничково-сфагновые олиготрофные болота** занимают замкнутые или слабопроточные плоские котловинки. Встречаются исключительно редко. Грядово-мочажинные комплексы только формируются, не имеют четких форм и занимают не более 30%. Характерные сочетания сообществ Sphagnum fusci + S. baltici, S. fusci + S. angustifolii. На повышениях доминируют *Rubus chamaemorus, Baeothryon caespitosum*, в понижениях — *Eriophorum vaginatum, Scheuchzeria palustris, Carex limosa.* Окрайки елово-кустарничково-сфагновые.

Анализ размещения типов болот и их сочетаний показал, что они достаточно хорошо отражают природную ситуацию (рельеф, состав коренных пород, степень развития гидрографической сети). Так, полоса вдоль оз. Паанаярви (к северу и к югу от него), где сочетаются крупные тунтури с плакорами, занятыми грядовым рельефом, характеризуется преобладанием травяно-моховых евтрофно-мезотрофных типов (висячих и долинных). Они составляют здесь 64% от всех типов. Меньшее распространение имеют аапа (15%) и травяно-сфагновые мезотрофные (19%). Верховые сфагновые грядово-мочажинные встречаются исключительно редко (2%).

Достаточно четко выделяется территория к юго-востоку от оз. Паанаярви, ограниченная с запада оз. Ювяярви, с востока — оз. Киваккоялампи. Эта территория характеризуется сочетанием крупно- и мелкогрядового рельефа и хорошо развитой гидрологической сетью (много маленьких озер, ламбушек, ручьев). Здесь преобладают болота аапа типа (40%), меньше травяно-моховых евтрофно-мезотрофных болот (34%) и травяно-сфагновых мезотрофных (21%).

Для изучения динамики растительности в голоцене в 1990 г. была организована совместная советско-финская зимняя экспедиция, целью которой был отбор донных осадков оз. Паанаярви. Одна из скважин, результаты спорово-пыльцевого анализа которой представлены здесь, заложена на глубине 45 м, мощность разреза 4.15 м. Одновременно для большей объективности при реконструкции палеорастительности в серии образцов определялись субрецентные поверхностные спектры: из разных типов леса, в тундре на вершине горы, а также с поверхности донных осадков. Необ-

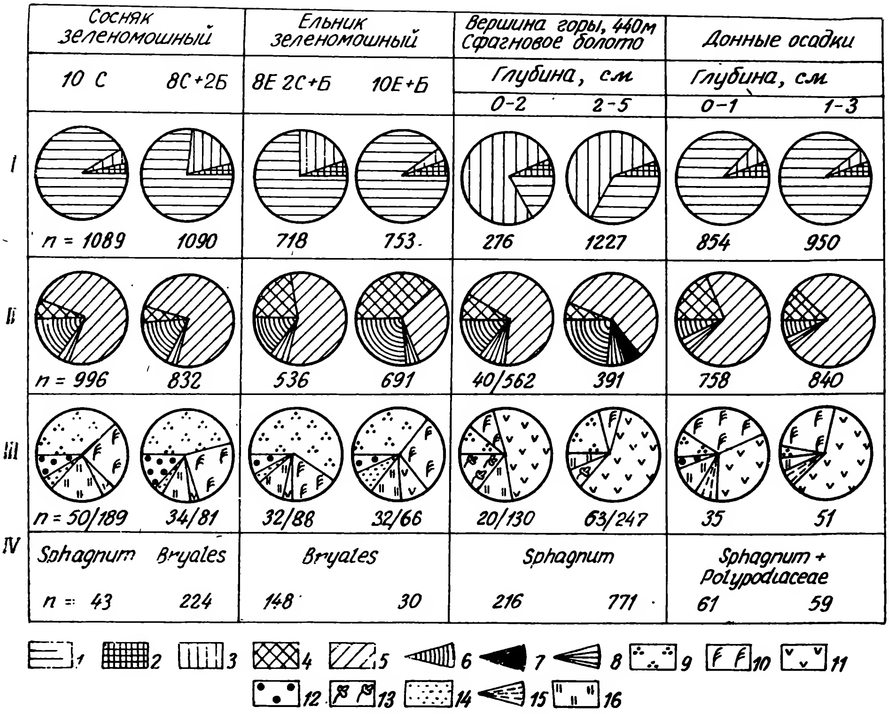


Рис. 6. Циклограммы субрецентных спорово-пыльцевых спектров.

Под каждой циклограммой приведено количество насчитанных зерен (*n*). При их досчете в числителе дано основное значение, в знаменателе — сумма основного и дополнительного значений. *I* и *1* — общий состав пыльцы и спор; *II* и *2* — пыльца древесных пород; *III* и *3* — пыльца трав; *IV* — споры (приведены только преобладающие таксоны). *4*—*16* — пыльца: *4* — ели, *5* — сосны, *6* — березы древесной, *7* — ольхи и ивы, *8* — березы карликовой, *9* — кустарничков (порядок *Ericales*), *10* — злаков, *11* — осок, *12* — полыни и маревых, *13* — морошки, *14* — антропогенных индикаторов (крапивы, подорожника, щавеля и др.), *15* — гигрофитов (вместе со спорами полушника), *16* — разнотравья.

ходимость выполнения этой работы диктовалась слабой изученностью палеорастительности в этом регионе и почти полным отсутствием сведений по современным спорово-пыльцевым спектрам в северотаежной зоне европейского севера. Известны лишь отдельные их определения на севере Карелии (Елина, 1981), на северо-востоке России (Никифорова, 1978) и в финской Лапландии (Hicks, 1977).

Образцы отобраны в следующих типах леса: сосняке бруснично-зеленомошном (с абсолютным доминированием сосны); сосняке чернично-бруснично-зеленомошном, где к сосне заметно примешивается ель; ельнике чернично-зеленомошном (с примесью сосны и березы); ельнике чистом кустарничково-зеленомошном. С вершины горы Кометтоваара (440 м над ур. м) проанализированы 2 образца с небольшого сфагнового болота со сплошным ковром из *Sphagnum fuscum* и 2 образца из донной колонки (оз. Паанаярви) с глубины 1 и 2 см. Для сравнения привлекались данные по субрецентным спектрам с аапа болот из окр. оз. Сокол (рис. 6; табл. 2).

Отбор образцов проводили по единой методике: отрезали верхушки мхов с плотных куртинок до глубины 2 см. На вершине горы в тундре были срезаны мхи сверху до 2 см и глубже — до 5 см. При изучении спектров насчитывалось от 276 до 1227 зерен пыльцы и спор. Кроме того, для представительности спектров делался дополнительный подсчет пыльцы трав, кустарничков и споровых растений. Анализ всех этих данных позволил сделать ряд выводов, использованных далее при реконструкции основных

ТАБЛИЦА 2

Эталонные субрецентные спорово-пыльцевые спектры северо-западного горного геоботанического округа (по: Геоботаническое районирование..., 1989), %

Уровни	Таксоны	Сосняк	Ельник	Болото аапа	Донные осадки	Вершина горы (тундра)
I	Древесные	76	75	48	89	15
II	Травы	3	5	38	4	7
III	Споры	21	20	14	7	78
I	*Picea*	6	23	10	18	8
	Pinus	75	55	52	71	72
	Betula sect. *Albae*	16	16	24	7	14
	B. nana	1	3	14	3	4
	Alnus + *Salix*	2	3	—	1	2
II	*Ericales*	46	60	2	9	12
	Poaceae	24	15	9	34	9
	Ceperaceae	1	2	87	34	56
	Rubus chamaemorus	—	—	—	—	15
	Hydrophites	—	—	—	9	—
	Varia	29	23	3	11	18
III	*Polypodiaceae*	—	—	3	22	1
	Lycopodiaceae	2	1	2	5	—
	Selaginella selaginoides	—	—	17	—	—
	Eduisetum	—	4	25	5	1
	Isoëtes	—	—	—	5	—
	Bryales	94	89	23	47	1
	Sphagnum	4	6	30	16	97

этапов развития растительности в голоцене. Выводы, приведенные далее, значимы не только для исследуемого региона, но и для всей северотаежной зоны Карелии и Кольского п-ова. На рис. 6 представлены все субрецентные спектры, изученные в бассейне оз. Паанаярви, а в табл. 2 — только эталонные, включая и болотный из окр. оз. Сокол (Елина, 1981). Каждый из спектров характеризует свой тип местообитания и имеет свои отличительные признаки. Пыльцевые спектры, взятые из лесов и донных осадков, отражают зональные черты северной тайги, спектры с вершины горы — черты тундры; спектры аапа болота совмещают региональные и локальные черты.

Рассмотрим особенности всех спектров (рис. 6; табл. 2), переходя от общего к частному: общий состав пыльцы и спор, соотношение пыльцы древесных пород, пыльцы кустарничков и трав, спор трав и мхов.

1. Общий состав пыльцы и спор почти одинаков в лесах и донных осадках: везде абсолютно преобладает пыльца древесных пород, но в лесах заметна тенденция к увеличению локальных элементов, где пыльцы трав и спор несколько больше, чем в донных осадках. Спектры болот имеют еще бóльшую долю локальной пыльцы и спор. Коренное различие наблюдалось в спектрах с вершины горы, где распространены интразональные тундры. Здесь пыльца деревьев составляет всего 15%, причем скорее всего почти вся эта пыльца занесена из лесов. Но если исключить чисто локальные споры сфагнов, то соотношение изменится в пользу древесных пород. Наиболее типичными для северной тайги можно считать лесные субрецентные и донные спектры.

2. Спектры деревьев и кустарников свидетельствуют о прямой зависимости соотношения пыльцы от состава лесов. В сосняках абсолютно доминирует пыльца сосны, в ельниках на фоне преобладания пыльцы сосны видно повышенное количество пыльцы ели. Эти соотношения довольно близки и в донных осадках. Пыльца березы наибольшее значение имеет в ельниках, меньшее — в сосняках и донных осадках. Пыльцы остальных пород — ольхи,

ивы, можжевельника, карликовой березы — очень мало. Участие пыльцы карликовой березы заметно только в спектрах болот, где она имеет явно локальное происхождение. На соотношение пыльцы деревьев на болотах влияет присутствие *Betula pubescens*. Спектры древесных пород в тундре состоят в основном из заносной пыльцы хвойных пород. Пыльца древесной березы поступает скорее всего из полосы березового криволесья, а пыльца *Betula tortuosa* и *B. nana* имеет, вероятно, местное происхождение.

3. Анализ субрецентных спектров трав и кустарничков в лесах показал их локальную принадлежность. В живом напочвенном покрове сосняков и ельников, где доминируют черника и брусника, меньше — вороника, преобладает пыльца представителей порядка *Ericales*. На втором месте (по количеству) находится пыльца злаков; остальные группы имеют подчиненное значение. В спектрах лесов довольно широко представлена пыльца разнотравья, объединенная в группу Varia (семейства *Caryophyllaceae, Fabaceae, Polygonaceae, Rosaceae* и др.). Часть видов этих семейств встречается на лугах, примыкающих к берегу озера (в бывших местах поселений финнов), и отчасти в лесах. На болотах и в тундре преобладает пыльца осок, в донных осадках — пыльца осок и злаков. В последних также всегда присутствуют пыльца гидрофитов и споры полушника. Соотношение таксонов трав и кустарничков в тундре носит иной характер и в основном отражает состав ее растительности. Локальное происхождение имеет пыльца представителей порядка *Ericales* (виды *Vaccinium, Empetrum, Arctous alpina, Calluna vulgaris*) и *Rubus chamaemorus*. Пыльца перечисленных растений входит одновременно в число главных признаков спектров тундры. Пыльцевые спектры этой группы из донных осадков не дают прямых свидетельств о характере травяно-кустарничкового яруса лесов, окружающих озеро. О них можно судить только по косвенным признакам, опираясь на данные по современным лесам.

4. Спектры спор в лесах не получили достаточных количественных оценок. Часто спор в препаратах было так мало, что только в некоторых спектрах удалось подсчитать требуемое их количество (табл. 2). Но все же можно уверенно сказать о преобладании спор *Bryales*, что полностью соответствует составу эдификаторов мохового покрова лесов. В тундре, по нашим данным, преобладают споры сфагновых мхов, но это, видимо, является отражением места отбора образцов на сфагновой куртине. В кустарничково-зеленомошных тундрах, наиболее распространенных на вершинах тунтури высотой до 500 м, в споровых спектрах, вероятно, должны преобладать бриевые мхи или сфагновые вместе с бриевыми. На самых высоких вершинах (более 500 м), где распространены кустарничково-лишайниковые тундры, споровые спектры скорее всего не выражены. Это подтверждается и литературными данными (Гричук, 1941; Peterson, 1983), где в субрецентных спектрах отмечается содоминирование сфагновых и бриевых мхов или практическое отсутствие спор мхов (Малясова, 1983). В споровых спектрах болот наряду со сфагновыми и зелеными мхами отмечено значительное присутствие *Selaginella selaginoides*, а в донных осадках много спор сем. *Polypodiaceae*.

5. Флористический состав субрецентных спектров достаточно богат и разнообразен. Из 80 таксонов деревья и кустарники составляют 18, травы и кустарнички — 48, споры трав (папоротники, плауны, хвощи) — 11, мхов — 3. С такой степенью подробности субрецентные спектры определены впервые. По экологии это растения лесов, лугов, болот, прибрежных местообитаний, скал. Преобладают бореальные растения, но присутствуют и гипоарктические. Набор таксонов в спорово-пыльцевых спектрах богаче, чем во флористическом составе лесов и болот за счет насыщенности их видами нелесной экологии. Отмечено присутствие антропогенных индикаторов: *Artemisia, Chenopodium album, C. glaucum, C. rubrum, Chamerion angustifolium, Tanacetum* typ.,

Plantago, Rumex, Urtica. Есть и явно заносные элементы: *Corylus avellana, Ulmus laevis, Viburnum, Eupatorium* тур, *Euphorbia* тур. При сравнении флористического состава субрецентных спектров наземных местообитаний и донных осадков оказалось, что общими для них (в группе цветковых и споровых растений) являются 38 таксонов.

Таким образом, характерная особенность лесных спектров — преобладание пыльцы хвойных деревьев, ерикоидных кустарничков и бриевых мхов. В болотах увеличивается значение трав и спор за счет локальных видов осок и хвощей; главная же отличительная особенность их спектров — значительное количество спор *Selaginella selaginoides.* В донных осадках довольно много пыльцы и спор растений-гидрофитов. В спектрах интразональных тундр доминируют споры сфагновых и бриевых мхов, а среди трав — пыльца заносных и локальных осок, ерикоидных кустарничков и морошки.

Учитывая исходные данные о составе лесов в бассейне оз. Паанаярви в настоящее время, можно утверждать, что пыльцы ели в субрецентных спектрах в 2—2.5 раза меньше, чем живой ели в лесах; пыльцы сосны в 2—3 раза больше; пыльцы березы в 2 раза больше. В донных осадках соответственно пыльцы ели в 3—3.5 раза меньше; пыльцы сосны в 5 раз больше; количество пыльцы березы близко к современному количеству березы в лесах. Несколько иная картина в субрецентных спектрах болот: здесь коррективы должны быть другими, поскольку территория исследования находится вблизи восточной границы распространения сплошного массива ельников (район оз. Сокол). Ельники занимают здесь в среднем 50% площади, сосняки — 40%, остальная площадь занята березовым редколесьем и тундровыми сообществами на вершинах тунтури. Поэтому коэффициенты для пыльцы ели находятся в пределах 2—4, сосны — 0.75, березы — 1 (за счет присутствия березы на болотах). Для тундровых древесных спектров коэффициенты не приводятся, поскольку почти вся эта пыльца является заносной.

Резюмируя все вышесказанное, можно отметить, что при интерпретации голоценовых спектров донных осадков нетрудно определить группу типов леса. Если пыльцы ели в осадках свыше 20%, то в лесах соответствующего периода времени господствовали ельники; при 15—20% ельники преобладали; при менее чем 15% ельники согосподствовали с сосняками; при еще меньшем количестве пыльцы ели преобладали сосняки, но ель встречалась в примеси к древостою сосны. Об абсолютном господстве сосняков свидетельствует количество пыльцы сосны, превышающее 70%. Карликовая береза в наземном ярусе лесов не играла большой роли, зато на болотах присутствовала чаще. Совсем незначительной была роль ольхи ив в течение всего голоцена, за исключением пребореального периода.

Спорово-пыльцевая диаграмма донных осадков оз. Паанаярви является единственной в своем роде как для Карелии, так и для Финляндии. Бурение донных осадков такого глубокого малого водоема, выполненное впервые в целом ряде скважин, дало уникальный материал для изучения стратиграфии, условий накопления микрофоссилий поверхностных и рецентных спектров. При сравнении нашей диаграммы (рис. 7) с опубликованными диаграммами из примыкающих районов, характеризующими торфяные и озерные отложения (Vasari, 1962; Sarsa, 1965; Елина, 1981; Seppälä, Koutaniemi, 1985), видны черты сходства и различия, зависящие от условий накопления пыльцы и спор.

Возраст донных осадков оз. Паанаярви определен по ^{14}C в Институте геологии г. Хельсинки. На глубине 4 м он равен 9500±120 лет, а значит, самые нижние слои сформировались 9700—9800 лет назад (л. н.), в пребореале. Далее на диаграмме достаточно четко выделяются осадки бореального, атлантического, суббореального и субатлантического времен. Пребореальные и бореальные осадки сжаты и фрагментарны, а более поздние — полные и непрерывные.

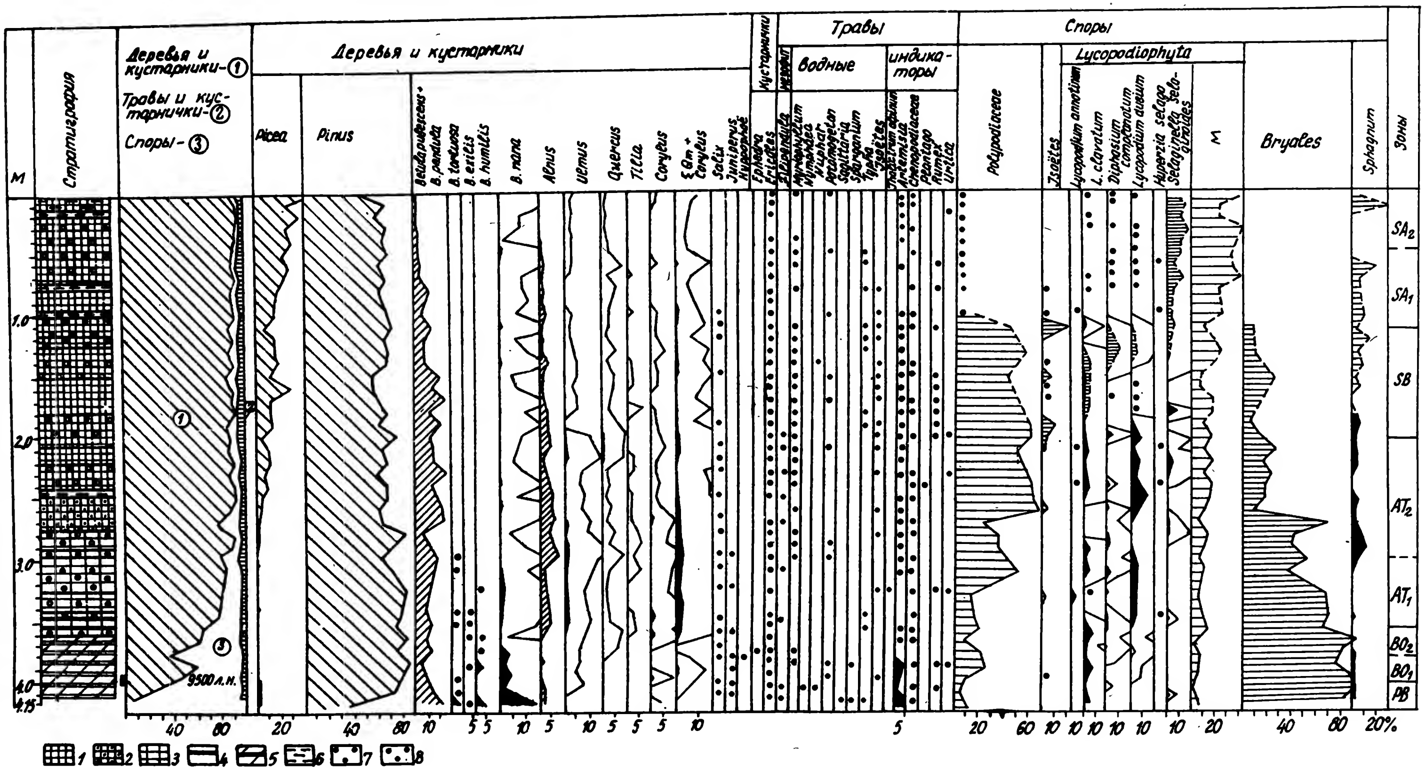


Рис. 7. Спорово-пыльцевая диаграмма донных осадков оз. Паанаярви.

1—4 — сапропель: 1 — коричневый, 2 — заиленный, 3 — с прослойками алеврита, 4 — слоистый; 5 — ленточная глина гумусированная; 6 — слои размытых осадков; 7, 8 — включения скоплений: 7 — вивианита, 8 — гумуса.

При оценке зональной принадлежности спорово-пыльцевых комплексов и реконструкции климаксовых растительных сообществ использованы коэффициенты, приведенные выше. На диаграмме прослеживаются следующие зоны и соответствующие им стадии в развитии растительности.

Пребореал, PB (?—9200 л. н.). Доминируют ерниково-зеленомошные тундры, перемежающиеся с островными березовыми лесами из *Betula pubescens* и *B. tortuosa* с участием плаунов *Lycopodium dubium, L. clavatum* и остаточными перигляциальными сообществами с преобладанием видов *Artemisia.*

Бореал, BO (9200—7800 л. н.). Сочетание березового криволесья с ерниково-зеленомошными тундрами. В несомкнутых травяно-моховых сообществах северных склонов гряд с позднеледниковья сохранились *Hyppophaё* и *Ephedra.* В осадках бореала в Финляндии примерно на той же географической широте также отмечена облепиха (Reynaud, 1976).

Атлантический период, AT_1 (7800—6500 л. н.). Потепление климата привело к распространению северотаежных сосновых зеленомошных лесов, в основном разреженных, с покровом из папоротников и плаунов (*Lycopodium clavatum, L. dubium, Diphasiastrum complanatum*). В наземном покрове лесов сохранила свою роль *Betula nana.* В спектрах этой зоны постоянно встречается пыльца широколистных пород (*Ulmus, Quercus, Tilia*), которая образует сплошную кривую. Их среднее суммарное количество вместе с лещиной составляет 2.4%. Исходя из этой цифры, можно было бы предположить, что теплолюбивые породы встречались в древостое. В то же время на опубликованных диаграммах с возвышенности Маанселькя (русской и финской ее частей) спектры суммы пыльцы широколиственных пород всегда фрагментарны, что является свидетельством ее ветрового заноса. Следовательно, только с большой натяжкой можно допустить, что эти деревья находили себе приют на южных склонах гряд или в подветренных местах с развитыми богатыми почвами. И все-таки наиболее вероятно, что бóльшая часть пыльцы вяза, дуба, липы и лещины поступала с воздушными потоками с запада по широтному разлому.

Вторая половина атлантического времени, AT_2 (6500—4800 л. н.). На плакорах господствуют среднетаежные сомкнутые сосняки зеленомошные, а на грядах и их крутых склонах — редкостойные зеленомошные и лишайниковые. По долинам стока распространяются ельники травяные с покровом из папоротников. В редколесьях распространены плауны.

Пыльца широколиственных пород вместе с лещиной составляет в среднем уже 3%, что делает их присутствие еще более вероятным. Возникают первые очаги евтрофных болот.

Суббореальный период, SB (4800—2500 л. н.). Распространены среднетаежные леса северного варианта — еловые кустарничково-зеленомошные и травяные в сочетании с сосновыми зеленомошными. Гряды с неразвитыми почвами заняты разреженными сосняками с покровом из лишайников и плаунов. Пыльца широколиственных пород по-прежнему образует сплошную кривую, но количество их существенно уменьшилось. Резюмируя обсуждение вопроса о наличии или отсутствии теплолюбивых пород, подчеркнем, что пока он остается дискуссионным.

Субатлантический период, SA (2500 л. н.—настоящее время). Преобладают ельники кустарничково-зеленомошные северотаежные, сосняки сохраняются лишь на сухих вершинах гряд. Болота занимают среднеглубокие и мелкие депрессии; в середине периода начинается развитие висячих болот. Существенную роль в травяном покрове на грядах аапа и висячих болотах приобретает *Selaginella selaginoides.*

Таким образом, представленная диаграмма имеет свою специфику, обусловленную как характером отложений, так и особенностями растительности региона: преобладает пыльца сосны, сравнительно мало пыльцы ели. Появление последней датируется контактом AT_1/AT_2, а в SB ее количество достигает уже 26%. Пыльцы трав очень мало (1—6%). И все же можно отметить, что наиболее частой является пыльца представителей семейств *Rosaceae* (*Potentilla, Geum, Rubus chamaemorus, Filipendula ulmaria*), *Polygonaceae* (*Rumex, Polygonum*), *Ranuncelaceae* (*Ranunculus, Thalictrum*), *Asteraceae* (*Tanacetum, Saussurea*), *Brassicaceae, Fabaceae*. Постоянно во всех слоях встречается пыльца трав-гидрофитов: *Myriophyllum, Potamogeton, Typha, Isoëtes*, но их в целом немного. Последнее становится понятным, если вспомнить о почти полном отсутствии мелководных прибрежий в оз. Паанаярви, имеющем тектонический генезис.

Предложенная диаграмма заключает в себе и другую информацию, в частности об изменении уровня озера. Не имея возможности подробно остановиться на этом вопросе, отметим лишь отдельные моменты. Так, в середине периода AT_2 (около 5500 л. н.) в слое заиленного сапропеля отмечена тонкая прослойка мелкого песка, по-видимому, свидетельствующая о некоторой ксерофитизации климата и понижении уровня озера. Все это, несомненно, привело к изменениям в растительном покрове, что видно на нашей диаграмме: происходит резкая смена спорово-пыльцевых спектров. Аналогичные картины наблюдаются на контакте BO_1/BO_2 в периодах SB и SA. Вероятно, эти процессы синхронны с колебаниями уровня Онежского оз. (Девятова, 1986) и могли быть глобальными. Таким образом, можно заключить, что уровень оз. Паанаярви в течение голоцена не был постоянным.

Время формирования и развития болот, смены их растительности подробно прослежено на ряде массивов. Возраст болот определен по ^{14}C и расчетным методом. Формирование придонных слоев сапропеля на болоте Ниеришуо началось 8500 л. н. (8430 ± 100, ТА-2095), возраст торфа на глубине 3.2—3.4 м равен 4200 ± 120 (ТА-2094) лет. Расчеты показали, что лимнотельматический контакт здесь датируется 5500 л. н. Возраст базальных слоев торфа в неглубоких депрессиях оценивается в пределах 3000—4500 л. н.

Наибольший интерес представляют висячие болота, где глубина торфа колеблется от 0.3 до 1.0 м. Используя последние методические разработки (Елина, Юрковская, 1992; Елина, Антипин, 1992) и наши оригинальные неопубликованные данные, можно предположить, что возраст висячих болот составляет 1000—1500 лет. Что же послужило толчком для их образования на таких крутых склонах в троговых долинах? Конечно, не только обильное грунтовое питание, поскольку поступление в эти долины воды, обогащенной микроэлементами, было скорее всего относительно постоянным в течение голоцена (табл. 1). Пусковым механизмом, очевидно, можно считать некоторое потепление климата с одновременным уменьшением количества осадков в «малый межледниковый период», который начался примерно 1500 л. н. (Шнитников, 1973; Монин, 1977; Климанов, Елина, 1984; Турманина, 1985, и др.). В результате в корытообразных долинах при уклонах 0.04—0.1 формируются ельники болотные с травяным покровом из осок, хвощей, папоротников, мхов, близкие к современным ельникам крупнотравным (описание их приведено выше). Такие ельники доминировали на висячих болотах около 500 лет. Формирующиеся еловые торфа имели высокое разложение и накапливались крайне медленно из-за значительной проточности и быстрого выноса гумуса. Мощность древесных придонных торфов невелика (25—30 см). Выше они перекрываются осоковыми и осоково-гипновыми видами торфа, где примесь древесных остатков составляет всего 10—15%. Смена лесных болот травяными произошла примерно 500 л. н., в начале «малого ледникового периода», продолжавшегося с XV по XIX в. нашей эры.

Одновременное увеличение количества осадков привело к ослаблению естественного дренажа лесных болот, повышению уровня грунтовых вод на болотах и гибели древостоя.

Существенно иными были сукцессионные процессы растительности болот в котловинах, возникших 5500—3000 л. н., а возможно и раньше. В этих условиях выделяется до 4 стадий развития — от начальных к современным: 1) осоковая или гипново-осоковая евтрофная; 2) гипновая евтрофная; 3) осоковая или осоково-сфагновая мезотрофная (реже олиготрофная); 4) сфагновая мезотрофная или олиготрофная.

Более или менее определенные возрастные привязки имеют только последние 2 стадии: начало 3-й датировано временем 1.5 тыс. л. н., когда было теплее и влажнее, чем теперь. Последняя стадия соответствует активному распространению сфагновых мхов 200—300 л. н. и связана, вероятно, с естественным ходом развития болот, олиготрофизация которых на севере существенно сдвинута к современности (Елина и др., 1984). Первые 2 стадии имеют «скользящий» возраст, зависящий от времени возникновения болот.

Заключение

В современном растительном покрове национального парка Паанаярви преобладают северотаежные леса, причем господствующими являются ельники из *Picea obovata*. Наряду с чернично-вороничным типом здесь широко представлены ельники крупнотравные с богатым флористическим составом, а также ельники сфагновые.

В ландшафтах парка хорошо выражена вертикальная поясность растительности; на верхних частях тунтури, выше отметок 400 м над ур. м., ельники сменяются поясом березового криволесья из *Betula tortuosa*. Пологие вершины тунтури с высотами более 450 м заняты эдафическими тундровыми кустарничково-зеленомошными и кустарничково-лишайниковыми сообществами.

Болота этого района очень специфичны по своей флоре и набору типов. Здесь широко распространены висячие болота, образующие как отдельные массивы, небольшие по площади, так и входящие в состав болотных систем. Обилие выходов ключевых вод на этих болотах обеспечивает богатство их минерального питания и разнообразие флоры. Кроме висячих, здесь распространены аапа, мезотрофные травяно-сфагновые и олиготрофные кустарничково-сфагновые болота.

При изучении субрецентных спектров из основных типов леса, аапа болота и безлесной вершины горы получены данные по составу и соотношению пыльцы деревьев-эдификаторов и основных доминантов напочвенного покрова. Детальное и полное определение состава поверхностных спектров позволяет отнести их к эталонным для северной тайги европейской части России. Последние использованы для реконструкции палеорастительности по спорово-пыльцевой диаграмме донных осадков, достаточно полно отражающей подзональные особенности основных климато-растительных зон голоцена.

На основании ранее выполненных методических разработок по определению возраста болот и оригинальных данных настоящей статьи рассчитано время возникновения болот в разных типах депрессий. Установлено, что было три волны заболачивания: самая ранняя датируется временем 5500—4500 л. н., вторая — 3000—2500 л. н., последняя — 1500—1000 л. н. Динамика растительности болот более всего зависела от климатических и гидрологических условий голоцена. Особенно четко эти зависимости проявились в висячих болотах, возникновение которых совпало с «малым межледниковьем» (около 1500 л. н.), когда было теплее и суше, чем в более раннее и более позднее время. При обилии напорных грунтовых вод, поступающих в троговые долины, улучшение дренажа способствовало возникновению лесных еловых крупнотравных болот. «Малый ледниковый период», датируемый XV—XIX вв. нашей эры, изменил ход сукцессий в сторону распространения травяных и травяно-моховых болот, древесный ярус на которых или совсем исчез, или сохранился в разреженном состоянии.

Таким образом, новые материалы по современной и палеорастительности лесов и болот подчеркивают своеобразие этого региона, а наличие целого ряда редких видов растений и растительных сообществ с высоким участием гипоарктических и арктических растений на болотах делает многие ландшафты особенно ценными природными объектами, требующими строгой охраны. Пестрота в растительном покрове, предопределенная резко расчлененным рельефом, создает неповторимый облик природных ландшафтов на территории национального парка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Геоботаническое районирование нечерноземья европейской части РСФСР. Л., 1989. 62 с.

Гричук В. П. Опыт характеристики состава пыльцы в современных отложениях различных растительных зон европейской части СССР // Проблемы физической географии. 1941. Т. XI.

Девятова Э. И. Природная среда и ее изменения в голоцене. Петрозаводск, 1986. 108 с.

Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л., 1981. 158 с.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 128 с.

Елина Г. А., Антипин В. К. Эндо- и экзогенные сукцессии растительности болот бассейна Онежского озера в голоцене // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 3. С. 16—29.

Елина Г. А., Юрковская Т. К. Методы определения палеогидрологического режима как основа объективизации причин сукцессий растительности болот // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 120—124.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Vol. 1-2. P. 1—85.

Казакова О. Н. Ландшафты и урочища Карельской АССР // Уч. зап. Латвийск. ун-та. 1961. Т. 37. Вып. 4. С. 399—405.

Климанов В. А., Елина Г. А. Изменение климата на северо-западе Русской равнины в голоцене // ДАН СССР. 1984. Т. 274. Вып. 5. С. 1164—1167.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Vol. 1-2. P. 87—127.

Кузнецов О. Л., Елина Г. А. Болота северо-западной Карелии и история их формирования // Комплексные исследования растительности болот Карелии. Петрозаводск, 1982. С. 13—28.

Лукашов А. Д. Новейшая тектоника Карелии. Л., 1976. 108 с.

Максимов А. И. Агрохимическая характеристика видов торфа Карелии // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск, 1988. С. 163—178.

Малясова Е. С. Формирование спорово-пыльцевых спектров в современных осадках // Основные проблемы палеогеографии позднего кайнозоя Арктики. Л., 1983. С. 143—155.

Монин А. С. История земли. Л., 1977. 228 с.

Национальный парк Паанаярви. Доклад на заседании Президиума Карельского научного центра АН СССР. Препринт. Петрозаводск, 1991. 56 с.

Никифорова Л. Д. Субрецентные спорово-пыльцевые спектры средней тайги северо-востока европейской части СССР // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 3. С. 868—885.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Раменская М. Л., Шубин В. И. Природное районирование в связи с вопросами лесовосстановления // Лесовосстановление в Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск, 1975. С. 180—197.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 429 с.

Турманина В. И. Вековые изменения природы европейской части СССР за два тысячелетия // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 1985. № 5. С. 61—69.

Шнитников А. В. Многовековой ритм развития ландшафтной оболочки // Хронология плейстоцена и климатическая стратиграфия. Л., 1973. С. 7—38.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Юрковская Т. К. Типы болот Лоухского района КАССР // Уч. зап. Петрозаводск. ун-та. 1964. Т. 12. Вып. 2. Биол. науки. С. 34—71.

Юрковская Т. К. Схема болотного районирования северной Карелии // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск, 1971. С. 177—193.

Яковлев Ф. С., Воронова В. С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск, 1959. 190 с.

Auer V. Suotutkimuksia Kuusamon ja Kuolajarven vaara alueilta. 1922. 368 p.

Havas P. Vegetation und Ökologie der ostfinnischen Hangmoore // Ann. Bot. Soc. «Vanamo». 1961. Vol. 31. N 2. P. 1—188.

Hicks S. Modern pollen rain in Finnish Lapland investigated by analysis of surface moss samples // New Phytol. 1977. Vol. 78. P. 715—734.

Kalliola R. Pflanzensoziologische Untersuchungen in der alpinen Stufe Finnisch-Lapplands // Ann. Bot. Soc. «Vanamo». 1939. Vol. 13. N 2. P. 1—321.

Peterson G. M. Recent pollen spectra and zonal vegetation in the western USSR//Quaternary Science Reviews. 1983. Vol. 2. P. 281—321.

Reynaud Ch. Palaeoecological significance of *Hippophae rhamnoides*, with an example of the protocratic vegetational stage in NE Fennoscandia // Boreas. 1975. Vol. 5. P. 9—24.

Seppälä M., Koutaniemi L. Formation of a string and pool topography as expressed by morphology, stratigraphy and current processes on a mire in Kuusamo, Finland // Boreas. 1985. Vol. 14. P. 287—309.

Sorsa P. Pollenanalytische Untersuchungen zur spatguartaren Vegetations und Klimaentwicklung im östlichen Nordfinnland // Ann. Bot. Fenn. 1965. Vol. 2. N 4. P. 300—413.

Vasari Y. A study of the vegetational history of the Kuusamo district (North East Finland) during Late-quarternary period // Ann. Bot. Soc. «Vanamo». 1962. Vol. 33. N 1. P. 1—140.

Институт биологии
КНЦ РАН
Петрозаводск

Получено 19 IV 1993

SUMMARY

New materials on the present-day and Holocene vegetation of forests and mires in the Paanajärvi National Park (Northwestern Karelia) emphasize the specific character of its chorologic and dynamic features. Deeply dissected relief with individual 570 m high mountainous elevations lacking trees on their tops contributes to the mosaic structure of the vegetation. Spruce tall herb stream-side forests, slope herb and herb-moss eutrophic fens with sparse spruce stands and numerous spring mounds are of great interest. The reconstructed Holocene vegetation was objectively assessed on the basis of a series of subrecent spectra. The successional series of zonal Holocene vegetation is represented by major changes of climax vegetation: tundra → open woodlands → north and middle taiga pine forests → north taiga spruce forests. The dynamics of mires was found to have some original characteristics which manifested themselves by the dependence of mire age and vegetation on climatic-hydrological factors.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561 : 582.26

© 1994

Т. Ф. Козыренко, И. В. Макарова

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ ВЫМЕРШИХ ВИДОВ РОДА *HYALODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

T. F. KOZYRENKO, I. V. MAKAROVA. NEW DATA ON THE MORPHOLOGY OF THE FOSSIL SPECIES OF THE GENUS *HYALODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

С помощью сканирующего электронного микроскопа изучены 3 вымерших вида рода *Hyalodiscus*. Диагнозы этих видов дополнены новыми данными о морфологии створок.

При помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) была изучена морфология створок 3 вымерших видов рода *Hyalodiscus* Ehr. — *H. kryshtofovichii* Jousé из палеогеновых отложений Поволжья (по образцам, любезно предоставленным Н. И. Стрельниковой), *H. plicatus* Kozyr. из рыбаковской свиты о-ва Итуруп (Курильские о-ва) и *Hyalodiscus* aff. *frenguellii* Hanna из отложений позднего миоцена п-ова Крым (коллекция Т. Ф. Козыренко). Полученные новые данные об элементах структуры створок позволяют уточнить и дополнить диагнозы этих видов. Микрофотографирование проведено авторами на СЭМ японской фирмы «JEOL» JSM-35C при непосредственном участии Л. А. Карцевой и Н. В. Ченцовой, за что авторы выражают им свою искреннюю признательность.

При описании использована современная терминология, принятая для описания структуры панциря диатомовых водорослей (Предложения..., 1977; Ross et al., 1979).

Hyalodiscus kryshtofovichii Jousé (Жузе, 1949, в: Диатомовый анализ, 2 : 35, табл. 76, *6*).

Панцирь линзовидный, выпуклый, с поясковыми ободками. Створки сильно выпуклые, с отогнутым краем, 58—70 мкм в диам. (табл. I, *1—3*, *8*). Пупок около 1/2 лицевой части створки, неровно ограничен, с многочисленными очень мелкими лакунами (табл. I, *4*). Ареолы локулярные, узкоцилиндрические (табл. I, *5*), образуют в периферической зоне радиальные ряды; 20 рядов ареол (у загиба до 25) в 10 мкм, в радиальном ряду 20 ареол в 10 мкм. Край загиба створки отогнутый, гиалиновый, 3.5—4 мкм шир., с отдельными мелкими ареолами и кольцом их по краю (табл. I, *6*). Двугубые выросты образуют одно неравномерное кольцо по краю загиба створки (на расстоянии 1 ареолы от края), располагаясь через 6—11 рядов ареол (табл. I, *9*), 2—3 выроста в 10 мкм. На наружной поверхности створки отверстия двугубых выростов ясно не выражены (табл. I, *7*).

Морской вымерший вид.

Примечание. Указанные в диагнозе вида (Жузе, 1949) шипы, беспорядочно расположенные в периферической зоне, являются, по-видимому, узкими короткими гиалиновыми полосами.

Hyalodiscus plicatus Kozyr. (Козыренко, 1971 : 34—36, табл. I, *1—5*).

Панцирь линзовидный, выпуклый, с поясковыми ободками (табл. II, *1*). Створки выпуклые, с неотогнутым краем, 46—82 мкм в диам. (табл. II, *2*).

Пупок плоский, слегка выступающий, крупный, более 1/2 лицевой части створки, отчетливо и неровно ограничен, с многочисленными, беспорядочно расположенными лакунами. Периферическая зона с короткими изогнутыми гиалиновыми утолщениями, образующими на лицевой части створки неправильную сеть. Ареолы локулярные, в плотных радиальных рядах, доходящих до края створки (табл. II, *3, 4*); 40 рядов ареол в 10 мкм, в радиальном ряду 40 ареол в 10 мкм. На лицевой части створки близ пупка ряды ареол прерываются гиалиновыми утолщениями. Двугубые выросты мелкие, с широкой щелью, они образуют 2 неравномерных кольца: одно — близ края створки (на расстоянии 7—8 ареол от края), другое — близ пупка; рассеяны по всей периферической зоне (табл. II, *5, 9*). В краевом кольце двугубые выросты располагаются через 5—9 рядов ареол, 3—5 выростов в 10 мкм, их щели ориентированы тангенциально (табл. II, *6, 7*); щели выростов центрального кольца ориентированы преимущественно косо (табл. II, *5, 8*).

Морской и солоноватоводный вымерший вид.

Hyalodiscus aff. *frenguellii* Hanna (1932 : 193, tab. 8, 9, 11).

Панцирь линзовидный, выпуклый. Створки выпуклые, с неотогнутым краем и плоским пупком, 36—62 мкм в диам. (табл. III, *1, 2*). Пупок очень крупный, около 2/3 лицевой части створки, с многочисленными рассеянными мелкими лакунами (в СМ кажется шероховатым) (табл. III, *3, 4*). Локулярные ареолы образуют в периферической зоне радиальные ряды, 25—28 рядов в 10 мкм. Двугубые выросты небольшие, с широкой щелью и 2 порами близ одной стороны щели (табл. III, *6—8*), расположены в радиальном ряду ареол и замещают одну из ареол или слегка выступают из него. Они образуют одно неравномерное кольцо близ края створки (на расстоянии 4—6 ареол от края), располагаясь через 4—8 рядов ареол, 3—4 выроста в 10 мкм (табл. III, *6, 7*), и рассеяны по всей периферической зоне (табл. III, *8*).

Морской и солоноватоводный вымерший вид.

Примечание. Створки из позднемиоценовых отложений Крыма имеют несколько меньшие размеры и более тонкую структуру, чем указано в диагнозе G. Hanna (1932). От изображения, приведенного W. Wornardt, Jr. (1972, tab. III, *11, 12*), отличаются отсутствием валиковидного края.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Диатомовый анализ. Т. 2. Л., 1949.

Козыренко Т. Ф. Новые и редкие диатомовые водоросли из неогеновых отложений южных Курильских островов // Нов. сист. низш. раст. 1971. Т. 8. С. 34—41.

Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям//Бот. журн. 1977. Т. 62. № 2. С. 192—213.

Hanna G. D. The diatoms of Sharktooth Hill, Kern Country, California // Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 4. 1932. Vol. 20. N 6. P. 161—263.

Ross R., Cox E. J., Karajeva N. I. et al. An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell // Beih. Nova Hedw. 1979. N 64. P. 511—533.

Wornardt W. W., Jr. Stratigraphic distribution of diatom genera in marine sediments in western North America // Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology. 1972. N 12. P. 49—74.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
БИНИ СПбГУ
Санкт-Петербург

Получено 26 VIII 1993

SUMMARY

Three fossil species of the genus *Hyalodiscus* were studied using scanning electron microscope. New data on the valve morphology supplement the diagnoses of these species.

УДК 561 : 551.782.2

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 4

И. И. Шатилова, Н. Р. Мейер-Меликян, Н. Ш. Мчедлишвили

СПОРЫ *PTERIS* (*PTERIDACEAE*) В НЕОГЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ЗАПАДНОЙ ГРУЗИИ

I. I. SHATILOVA, N. R. MEYER-MELIKIAN, N. Sh. MCHEDLISHVILI. THE SPORES OF *PTERIS* (*PTERIDACEAE*) IN NEOGENE DEPOSITS OF WESTERN GEORGIA

С помощью светового и электронного микроскопов были изучены ископаемые споры рода *Pteris* из миоценовых и плиоценовых отложений Западной Грузии. Детальные морфологические исследования позволили установить существование 15 форм, из которых 8 определены до вида, 2 описаны под знаком «aff.», а 5 — как *Pteris* sp. Приведены описания спор 4 видов птерисов — наиболее характерных представителей птеридофлоры Западной Грузии.

В настоящее время на территории Грузии обитают 2 вида птерисов — *Pteris cretica* L. и *P. vittata* L.

Ареал птериса критского ограничивается Закавказьем, где он произрастает на сырых скалах в лесах нижнего горного пояса. За пределами Кавказа естественная область распространения *P. cretica* простирается от Средиземноморья до Японии. Кроме того, он растет в Африке и на Мадагаскаре (Гладкова, 1978).

P. vittata сравнительно недавно был обнаружен А. М. Аскеровым (1977) на Апшеронском п-ове; позднее этот папоротник встречен в Батумском ботаническом саду между камнями на открытом грунте. Аскеров (1983) включил *P. vittata* в состав папоротников Кавказа, хотя рассматривает его как заносный вид.

В прошлом род *Pteris* был одним из наиболее характерных представителей птеридофлоры Западной Грузии. Древние находки ископаемых остатков этого растения датируются палеогеном. В эоценовых и олигоценовых отложениях Ахалцихской депрессии Л. А. Пановой (Панова и др., 1984) найдены споры, определенные как *Pteris* sp. Среднемиоценовые спорово-пыльцевые комплексы содержат несколько форм птерисов, из которых лишь один (*Pteris* sp.) определен по естественной системе (Рамишвили, 1982). Из отложений этого же возраста на территории Восточной Грузии Г. С. Аваковым (1979) описаны отпечатки листьев *P. parschlugiana* Ung. Эту форму автор сравнивает с *P. longifolia* L. После сармата в составе флоры Западной Грузии заметно повышается роль современных или близких к ним видов *Pteris*. Из позднемиоценовых и плиоценовых отложений нами были описаны 15 форм: *P. longifolia*, *P. grandifolia* L., *P. vittata*, *P. cretica*, *P. venusta* Krez., *P. crenata* Sw., *P. remotifolia* Bak., *P. pellucida* Pr., *P.* aff. *togoensis* Hieron, *P.* aff. *quadriaurita* Retz., *Pteris* sp. 1—5. Все они, за исключением *P. cretica*, исчезли из состава флоры Западной Грузии к началу четвертичного периода.

В настоящее время род *Pteris* L. объединяет около 280 видов наземных папоротников, распространенных в странах обоих полушарий, главным образом в зонах тропического, субтропического и теплоумеренного климата. Они растут на равнинах и невысоко в горах в тенистых лесах или в условиях менее сильного затенения, достигая иногда в высоту 2 м и более.

Споры современных птерисов по морфологическому строению характеризуются относительным однообразием. Они имеют тетраэдральную форму, невидимую перину, бугорчатую или сетчатую скульптуру, которая на дистальной стороне выражена отчетливее, чем на проксимальной. Обе стороны отделены друг от друга экваториальной оторочкой, опоясывающей спору. Оторочка может быть одинарной, двойной, цельной и прерывистой. Чаще всего она не несет никакой орнаментации (Devi, 1979). S. Devi (1980) рассматривает экваториальную оторочку как продолжение экзоспория в экваториальной зоне. Бывают случаи, когда оторочка спор растрескивается вместе с наружным слоем экзоспория, что, по мнению Devi, может указывать на существование непрерывного слоя, общего для этих 2 структур. Далее приведены описания спор 4 видов.

Род *Pteris* L.

Pteris longifolia L.

(табл. I, *1—5*)

P. aff. *cretica* L.: Мчедлишвили, 1963 : 74, табл. II, рис. 8 — *P. longifolia* L.: Пурцеладзе, Цагарели, 1974 : 131, табл. XXX, *10, 11*; Пурцеладзе, 1977 : 93, табл. II, *3*.

Описание. Споры треугольно-округлой формы, 58—70 (чаще 61—62) мкм в диам. Длина лучей лезуры 24—26 мкм. Скульптура экзины бугорчатая, на арее вокруг лезуры отдельные бугры не видны, но они хорошо просматриваются по краям спор; на проксимальной стороне размер их достигает 5 мкм; на дистальной стороне бугры сливаются в извилистые, ветвящиеся, широкие валики (8—10 мкм), местами образующие замкнутые петли; расстояние между валиками составляет 2—5 мкм; некоторые валики имеют тонкие, иногда двойные соединения (табл. I, *5*); между валиками местами видны отдельные бугорки. Валики и бугры имеют ровную или мелкозернистую поверхность. В результате образуется специфический для данного вида извилисто-сетчатый рисунок поверхности. Экваториальная оторочка цельная или прерывистая, 7.5—8 мкм шир., почти гладкая.

Исследованный экземпляр. Колл. Института палеобиологии АН Грузии, препарат 12(1), понт, с. Гогорети, Озургетский р-н, Западная Грузия, табл. I, *1*.

Материал. 20 спор хорошей сохранности.

Изменчивость. Варьируют размеры спор, экваториальной оторочки и скульптурных элементов. Не на всех экземплярах имеется сетка на дистальной стороне. Иногда бугры вытянуты в длину и петель не образуют.

Сравнение. Вышеописанную форму мы сравнили с современным *Pteris longifolia*, эталонные препараты спор которого хранятся в палинотеке Института ботаники Польской АН. Судя по рисунку скульптуры дистальной стороны, к этому виду относятся споры *Pteris* aff *cretica*, описанные Н. Д. Мчедлишвили (1963) из киммерийских отложений Западной Грузии.

Местонахождение. Западная Грузия: Озургетский р-н, с. Гогорети, мэотис, понт, киммерий, нижний куяльник; р. Бжужа, понт ($Mt—Kln_1$).

Географическое распространение. Большие Антильские о-ва и тропическая Америка от Мексики до Бразилии. Обитает на скалистых берегах. Часто является пионером на новых дорогах. Встречается на высотах до 1400 м над ур. м.

Pteris grandifolia L.

(табл. II, *4—6*)

Pteris sp. 1, Мчедлишвили, 1963 : 75, табл. II, рис. 9. — *Pteris* sp. *5*, Шатилова, Мчедлишвили, 1980 : табл. VI, *2, 2a*. — *Pteris* aff. *grandiflora* L., Stuchlik, Shatilova, 1987: pl. VI, *15, 16*. — *Pteris* sp., Stuchlik, Shatilova,1987: pl. VII, *1—3*.

Описание. Споры треугольно-округлой формы, 56—61 мкм в диам. Споpoдерма 5—10 мкм толщ. Скульптура экзины бугорчатая, бугры 3—17 мкм выс. На проксимальной поверхности скульптура не всегда хорошо прослеживается, бугры мелкие, форма их меняется от удлиненных высоких до округлых и низких. На дистальной стороне бугры сливаются, образуя крупный рисунок. Самые большие бугры расположены в углах спор. Поверхность бугров неровная. Экваториальная оторочка широкая, 8—18 мкм шир., по углам прерывистая.

Исследованный экземпляр. Колл. Института палеобиологии АН Грузии, препарат 2(1), нижний куяльник, с. Гогорети, Озургетский р-н, Западная Грузия, табл. II, *4*.

Материал. 15 экземпляров хорошей сохранности.

Изменчивость. Варьируют размеры спор, скульптурных элементов, ширина и характер экваториальной оторочки (у некоторых экземпляров оторочка цельная).

Сравнение. Вышеописанные споры идентичны спорам современного *Pteris grandifolia*, произрастающего на Кубе. Материал для сравнения был передан нам венгерским палинологом М. Juhasz. По характеру скульптуры и экваториальной оторочки к этому виду относятся споры *Pteris* sp., описанные Мчедлишвили (1963) из киммерийских отложений.

Местонахождение. Западная Грузия: Зугдидский р-н, р. Чанисцхали, сармат; Озургетский р-н, с. Гогорети, мэотис, понт, киммерий, нижний куяльник; р. Бжужа, понт (Mt—Kln_1).

Географическое распространение. Флорида, Большие и Малые Антильские о-ва, тропическая Америка от Мексики до Перу.

Pteris vittata L.

(табл. II, *3*)

Pteris vittata L., Шатилова, Рамишвили, Кучухидзе, 1988 : 334, рис. 2, *9, 10*.

Описание. Споры треугольно-округлой формы, 38—44 мкм в диам. Спородерма 9.5—10 мкм толщ. Скульптура экзины бугорчатая. На дистальной стороне расположены крупные бугры (4—6 мкм выс.), форма которых меняется от остроконечной до округлой; сливаясь, они образуют сетку с ячейками неправильно угловатой или овальной формы. На проксимальной стороне бугры сильно варьируют по форме и величине; в некоторых случаях они образуют продольные тяжи параллельно сторонам споры. Экваториальная оторочка тонкая, по ширине равна высоте бугров и иногда принимает их форму. Споры, на дистальной стороне которых бугры не образуют сетки, имеют сходство со спорами *P. longifolia*. Интересно отметить, что споры *P. longifolia*, описание и изображение которых приведены в работе B. Nayar, S. Devi (1966), в свою очередь, похожи на споры *P. vittata*. Вероятно, эти 2 вида имеют и другие сходные признаки, так как C. Christensen (1906) приводит *P. vittata* не как самостоятельный вид, а как *P. longifolia* (*P. vittata* = = *P. longifolia* var. *christensen*).

Исследованный экземпляр. Колл. Института палеобиологии АН Грузии, препарат 10, гурийский горизонт, с. Хварбети, Озургетский р-н, Западная Грузия, табл. II, *3*.

Материал. 5 спор хорошей сохранности.

Изменчивость. Варьируют величина спор, форма и размер скульптурных элементов.

Сравнение. Вышеописанные споры идентичны спорам современного *Pteris vittata*, эталонные препараты которого хранятся в Институте палеобиологии АН Грузии. Сравнительный материал был передан нам А. М. Аскеровым. Описание спор *P. vittata* приводится в работе Nayar, Devi (1966), но без рисунков и фотографий.

Местонахождение. Западная Грузия: Озургетский р-н, р. Бжужа, понт; с. Гогорети, киммерий, куяльник; с. Хварбети, гурийский горизонт (Pt.—Gur.).

Географическое распространение. *Pteris vittata* — ленточный птерис — средиземноморский вид, имеющий довольно обширный ареал: о-в Крит, южные районы Турции, Малые Антильские о-ва. Растет на известковых скалах на нижних уровнях гор. На Кавказе рассматривается как заносный вид.

Pteris crenata Sw.

(табл. II, *1, 2*)

Flicites verus N. Mtchedl.: Мчедлишвили, 1963: 80, табл. V, рис. 4, 5. — *Pteris verus* (N. Mtchedl.) Purtseladze: Пурцеладзе, Цагарели, 1974 : 132, табл. XXI, *4*. — *Pteris* sp. 8, Шатилова, 1984: табл. XI, *8, 9*.

Описание. Споры треугольно-округлой формы, 38.5—45 (чаще 42) мкм. Обе стороны споры покрыты шипообразными выростами с широким основанием, 2.3—5 мкм выс.; наиболее крупные выросты расположены на углах спор. На проксимальной стороне скульптура более мелкая и более редкая, чем на дистальной; оторочка извилистая, 6—10 (чаще 7.7) мкм шир. Как ископаемые, так и современные споры этого папоротника часто принимают в препарате боковое положение, что очень редко отмечается у других видов.

Исследованный экземпляр. Колл. Института палеобиологии АН Грузии, препарат 2, гурийский горизонт, с. Шава, Натанебский р-н, Западная Грузия, табл. II, *1, 2*.

Материал. 20 экземпляров хорошей сохранности.

Изменчивость. Варьируют размеры спор, скульптурных элементов и ширина оторочки.

Сравнение. Вышеописанные споры мы сравнили со спорами современного *Pteris crenata*, эталонные препараты которого хранятся в палинотеке Института ботаники Польской АН. Сходство прослеживается по характеру скульптурных элементов, размеру и форме экваториальной оторочки.

Местонахождение. Западная Грузия: Озургетский р-н, с. Гогорети, мэотис, понт, киммерий, куяльник; с. Цихисперди, куяльник; Натанебский р-н, с. Шава, гурийский горизонт (Mt—Gur).

Географическое распространение. Тропическая Австралия, Китай, Полинезия, Ньянма, Шри-Ланка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аваков Г. С. Миоценовая флора Меджуды. Тбилиси, 1979. 106 с.

Аскеров А. М. Pteridophyta Азербайджана // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 7. С. 1022—1030.

Аскеров А. М. Система папоротников Кавказа // Зам. по сист. и геогр. раст. (Тбилиси). 1983. Вып. 39. С. 3—9.

Гладкова В. Н. Семейство адиантовых // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 189—198.

Мчедлишвили Н. Д. Флора и растительность киммерийского века по данным палинологического анализа. Тбилиси, 1963. 169 с.

Панова Л. А., Малигонова Е. Ю., Табачникова И. П. Миоспоры и нанопланктон эоцен-олигоценовых отложений северного борта Ахалцихской депрессии. Споры и пыльца в отложениях фанерозоя // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1984. Т. 327. С. 74—93.

Пурцеладзе Х. Н. Палинологическая характеристика мэотических отложений Западной Грузии // Палинологические исследования в Грузии. Тбилиси, 1977. С. 78—94.

Пурцеладзе Х. Н., Цагарели Е. А. Мэотическая флора юго-западной Грузии. Тбилиси, 1974. 173 с.

Рамишвили И. Ш. Среднемиоценовая флора Грузии по палинологическим данным. Тбилиси, 1982. 138 с.

Шатилова И. И. История развития позднеплиоценовой растительности Западной Грузии. Тбилиси, 1984. 57 с.

Шатилова И. И., Мчедлишвили Н. Ш. Палинологические комплексы чаудинских отложений Западной Грузии и их стратиграфическое значение. Тбилиси, 1980. 97 с.

Шатилова И. И., Рамишвили И. Ш., Кучухидзе Н. Г. Новые данные о роде *Pteris* Linne из плиоценовых отложений Западной Грузии // Изв. АН ГССР. Сер. биол. Актуальные вопросы биологии и медицины. Тбилиси, 1988. С. 331—337.

Christensen C. Index Filicum. Hafniae, 1906. S. 744.

Devi S. Spore types, morphological evolution and phylogeny in the *Pteridaceae* // Grana. 1979. Vol. 18. P. 41—46.

Devi S. The concept of perispore — an assessment // Grana. 1980. Vol. 19. P. 159—172.

Nayar B. K., Devi S. Spore morphology of *Pteridaceae*. 1. The pteroid ferns // Grana Palynolog. 1966. Vol. 6. P. 476—502.

Stuchlik L., Shatilova I. I. Palinological study of Neogene deposits of Southern Poland and Western Georgia // Acta Paleobot. 1987. Vol. 27(2). P. 21—49.

Институт палеобиологии
им. Л. Ш. Давиташвили АН Грузии
Тбилиси

Получено 18 VI 1991

SUMMARY

The fossil spores of the genus *Pteris* L. from the Miocene and Pliocene deposits of Western Georgia were studied using light and electron microscopes. The detailed morphological investigations allow to establish the existans of 15 forms 8 of which are determined up to the species level, 2 under the sign «aff.» but 5 — as *Pteris* sp. The descriptions of spores of 4 species, the most typical of Neogene pteridoflora of Western Georgia are given.

УДК 581.8 : 581.4 : 633.66

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 4

Е. Э. Шафферт, А. А. Чеботарь

СТРОЕНИЕ, ТОПОГРАФИЯ И ОНТОГЕНЕЗ ТРИХОМОВ *STEVIA REBAUDIANA* (*ASTERACEAE*)

E. E. SHAFFERT, A. A. CHEBOTARU. STRUCTURE, TOPOGRAPHY AND ONTOGENY OF *STEVIA REBAUDIANA* (*ASTERACEAE*) TRICHOMES

Приведены морфологическое описание трихомов различных типов, их топография на надземных органах и онтогенез у нового перспективного технического растения *Stevia rebaudiana*.

Stevia rebaudiana (Bertoni) Hemsl., или медовая трава «каа-хэ», — представитель обширного рода *Stevia*, включающего в себя более 180 южноамериканских видов и относящегося к трибе *Eupatorium* сем. *Asteraceae*, является эндемиком северо-восточного Парагвая (Anonymous..., 1918; Алексеев, 1956). В настоящее время стевия активно интродуцируется в разных странах мира как источник комплекса природных бескалорийных подсластителей. Во всех частях растения, но больше всего в листьях содержатся дитерпеновые гликозиды — стевиозид и ребаудиозид А, сладость которых в 300—400 раз превышает сладость сахарозы (Crammer, Ikan, 1986). В литературе последних лет появились сообщения о том, что трава стевии содержит эфирное масло, которое придает растению специфический запах и имеет в своем составе около 313 компонентов, 48 из которых к настоящему времени идентифицированы (Fujita et al., 1977; Martelli, Frattini, 1985; Цанава и др., 1989). Главными компонентами эфирного масла стевии являются спатунелол, кариофилленоксид, β-кариофиллен, фарнезол (Цанава и др., 1989). Наряду с теоретическим и практическим интересом к стевии как к источнику нетрадиционных подсластителей наблюдается незаслуженная недооценка ее как растения, содержащего эфирное масло. Однако уже существует предложение об использовании стевии для усиления и модифицирования запаха ароматизирующих композиций, которые применяются в производстве напитков и других продуктов (Dobberstein, Suzuki, 1986). О характере же структур, участвующих в синтезе и накоплении эфирного масла, и об особенностях маслообразовательного процесса ничего не известно.

Изучение секреторных систем растений имеет почти трехвековую историю и начинается с работ основоположников анатомии Грю и Мальпиги. За этот период исследованы строение, происхождение, развитие и топография секреторных систем у многих групп растений, разработаны принципы их классификации и выяснены особенности функционирования. Те или иные типы трихомов часто присущи определенным группам растений и поэтому широко используются в качестве систематических признаков. Сем. *Asteraceae* отличается большим разнообразием форм трихомов, что подтверждает его эволюционную продвинутость. Наибольший вклад в гамму разнообразия вносят железистые трихомы, хорошо изученные у многих растений: *Artemisia* (Joksimovic, 1976; Maleci, Marchi, 1984), *Chrisantemum* (Vermeer, Peterson, 1979a, b). *Vernonia* (Narayana, 1979) и др. Наиболее поздняя фундаментальная сводка по трихомам принадлежит K. Napp-Zinn и M. Eble (1980). Простые (или кроющие) волоски сложноцветных не так разнообразны и почти все принадлежат к группе однорядных многоклеточных волосков (Мирославов, 1974).

В целом у рода *Stevia* в качестве секреторных систем известны терпеноидсодержащие схизогенные каналы в корне у *S. ovata* и *S. setifera* (Tetley, 1925). Проводя сырьевую оценку *S. rebaudiana* как нового источника сладких веществ, B. Hohmann (1978) упоминает об эндогенных и эпидермальных секреторных идиобластах на надземных органах, которые он связывает с синтезом сладких дитерпеновых гликозидов. Несмотря на то что у некоторых растений эфирные масла находятся в связанном состоянии в форме терпеноидных гликозидов, нельзя однозначно утверждать, что вышеупомянутые структуры причастны к синтезу эфирного масла. Поэтому с целью выявления секреторных образований, участвующих в синтезе эфирного масла, и выяснения возможных мест его локализации у *S. rebaudiana* исследовали все типы трихомов на надземных органах этого растения.

Материал и методика

Объектом исследования служили диплоидные растения *Stevia rebaudiana* (2n = 22), выращенные из стеблевых черенков в условиях открытого грунта на территории Никитского ботанического сада. Для изучения структуры трихомов материал фиксировали фиксаторами Карнуа (6 : 3 : 1) и Навашина (10 : 4 : 1). Временные препараты готовили при помощи ацетокарминового метода и по методике W. Wittman и A. Freitag (1963); постоянные препараты готовили по общепринятой цитологической методике с окраской гематоксилином по Делафильду (Паушева, 1980). Размеры трихомов определяли окулярмикрометром, рисунки сделали с помощью рисовального аппарата РА-4 при увеличении 7×100.

Наличие эфирного масла в трихомах определяли при помощи гистохимической реакции реактивом Шиффа по А. М. Гродзинскому и Д. М. Гродзинскому (1973).

Для изучения плотности распределения трихомов на органах растения (листе, стебле, соцветии, цветке) использовали живой материал. Подсчет плотности распределения волосков и железок производили при помощи окулярной сетки на бинокуляре МБС-9 при увеличении 7×8. На листе плотность трихомов определяли в четырех точках — у основания, в середине, на верхушке и у края листовой пластинки, на верхнем и нижнем эпидермисе в зеркальном отображении. Объем выборки составлял 10 проб для каждого показателя. Результаты измерений обработаны методами математической статистики (Доспехов, 1979; Лакин, 1980). Для каждого признака вычислены среднее арифметическое ($\bar{x}$), дисперсия признака (σ^2), коэффициент вариации (v), ошибка среднего ($S_{\bar{x}}$). Для выяснения достоверности различия показатели сравнивали при помощи коэффициента Стьюдента (t). Для выяснения закономерностей распределения трихомов по поверхности растения проводили дисперсионный анализ и вычисляли коэффициент линейной парной корреляции (r). По точности вычислений принят 95%-й уровень значимости.

Результаты и их обсуждение

Stevia rebaudiana — многолетний поликарпический полукустарник, достигающий высоты 120—130 см, с прямостоячими побегами, супротивно-перекрестным листорасположением. Листья сидячие, листовая пластинка обратнояйцевидная, жилкование трехнервное. Цветки обоеполые, собраны по 5 в корзинки, которые в свою очередь располагаются в соцветия типа кистевидного слабо разветвленного тирса. Вся надземная часть растения имеет негустое опушение пушисто-волосистого типа. Трихомы стевии неопадающие, живые, принадлежат к 2 группам: 1) простые (кроющие), 2) железистые. Простые трихомы представлены крупными и мелкими волосками, железистые — булавовидными сидячими железками.

Крупные волоски (рис. 1, *А*) прямостоячие, однорядные, неветвящиеся, шиловидно-конической формы, 70—130 мкм дл., состоят из 7—8 вытянутых клеток. В базальной части волоска располагаются 4—6 клеток, образующих основание в форме пирамиды. Цитоплазма клеток волоска светлая, сходная по консистенции с цитоплазмой клеток эпидермиса, часто клетки вакуолизированы. Ядро располагается эксцентрично, округлой или овальной формы. Волоски такого типа встречаются на стебле, листе и листочках обкладки корзинки.

Мелкие волоски (45—50 мкм дл.) по форме похожи на крупные, но более низко наклонены к поверхности эпидермиса (рис. 1, *Б*). Они состоят из 4—6 мелких клеток. В базальной части волоска расположена, как правило, одна клетка, мало отличающаяся по форме от других клеток эпидермиса. Мелкие волоски встречаются на стебле, листе, обкладке корзинки, венчике цветка. Строение, сходное со строением мелких волосков, имеют выметывающие волоски, расположенные на столбике пестика, являющиеся характерным признаком семейства сложноцветных и участвующие в рассеивании пыльцы.

Железки (рис. 2) сидячие, состоят из 2 базальных клеток и 8-клеточной головки; клетки железки располагаются друг над другом в два ряда, образующих как бы зеркальное отражение друг друга. В апикальной части железки располагается хранилище секрета — субкутикулярная полость. Железка достигает 55 мкм в диам. Железки расположены на листьях, стебле, обкладке корзинки, чашечке и венчике цветка и единично — на столбике пестика, обеих сторонах пластинки; на листьях они находятся в углублении.

Наличие в трихомах эфирного масла определяли гистохимическим методом, окрашивали живой материал. Первоначально тест дает положительную реакцию во всех типах трихомов, а также в клетках эпидермиса и устьиц. Простые волоски и эпидермальные клетки дают розовую окраску, она исчезает

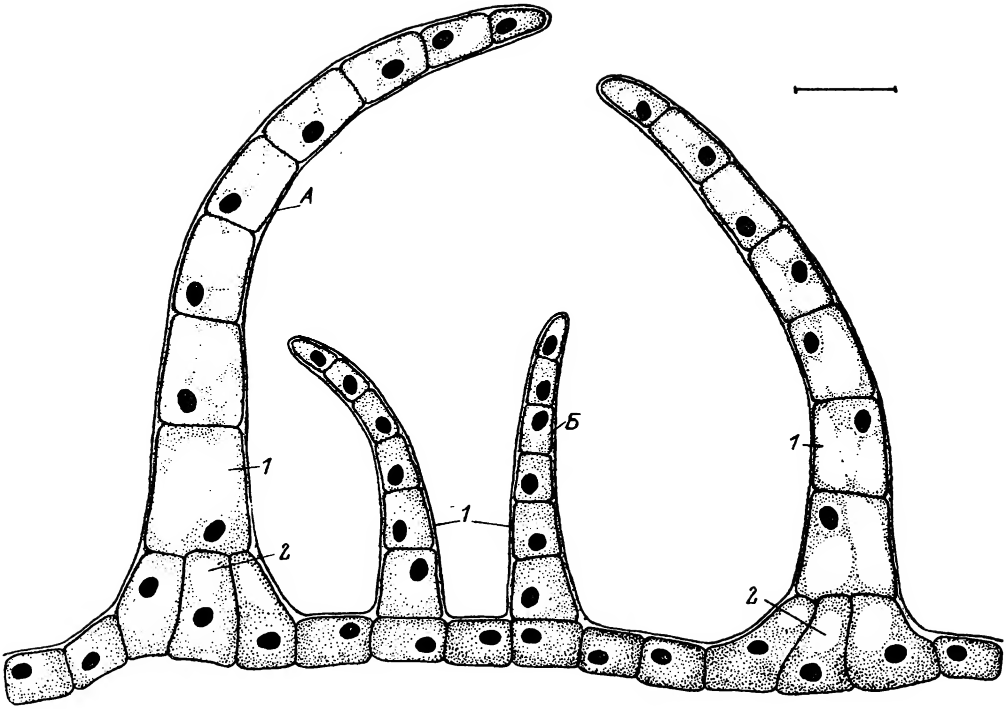


Рис. 1. Строение простых трихомов *Stevia rebaudiana.*

А — крупные волоски; *Б* — мелкие волоски; *1* — клетка тела волосков; *2* — постаментные клетки. Масштабная линейка — 10 мкм.

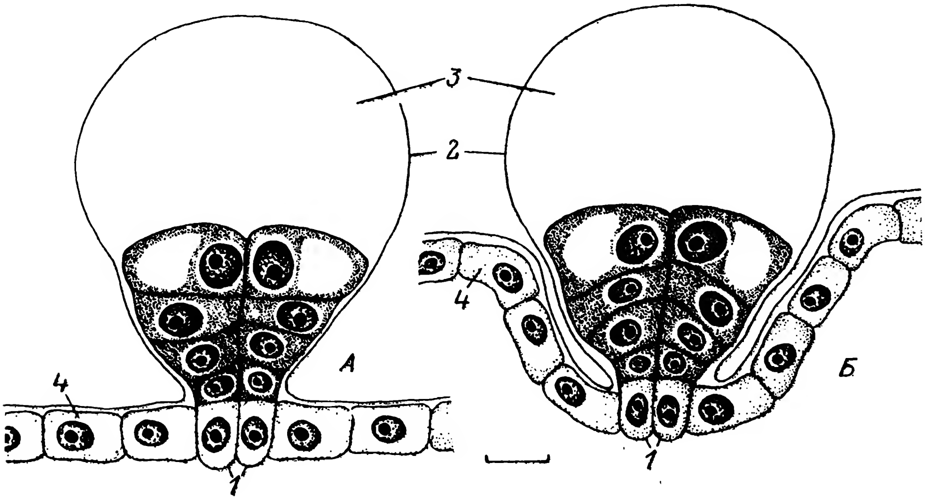


Рис. 2. Строение железистых трихомов *Stevia rebaudiana.*

А, Б — железки в увеличенном виде; *1* — базальные клетки; *2* — головка трихома; *3* — субкутикулярная полость железки; *4* — эпидермальные клетки. Масштабная линейка — 10 мкм.

в первые дни хранения препаратов. Секрет, расположенный в субкутикулярной полости железок, окрашивается в лиловый цвет, сами же клетки железки окрашиваются слабо. Окраска секрета железок очень стойкая и сохраняется более 1.5 лет. По цитоморфологическим признакам (плотности цитоплазмы, степени вакуолизации, окраске и форме ядра и ядрышка и др.) железки стевии, согласно классификации H. Solereder (1908) и Г. А. Денисовой (1989), можно отнести к группе Ia — волоски простого строения с головкой, разделенной периклинальными перегородками. Простые волоски относятся к типу многоклеточных однорядных волосков и не связаны с функцией маслообразования, они, вероятно, играют роль в процессах регулирования транспирации и газообмена.

Последовательность возникновения и развития трихомов удается полностью проследить, изучая срезы апекса побега. Трихомы формируются очень рано, их развитие опережает другие ткани и практически полностью завершается в апикальной части побега и на примордии листа, так что уже молодые листочки (размером 2—4 мм) и стебель вблизи апекса несут сформированные волоски и железки.

При развитии кроющих волосков вначале дифференцируется одна клетка — трихоцит, которая выпячивается над поверхностью протодермы. Далее развитие идет в базипетальной последовательности: инициаль делится периклинальными перегородками, образуя тело волоска, и антиклинальными, образуя его основание.

Железка образуется путем выпячивания пары эпидермальных клеток (рис. 3, *а*), по всей видимости, имеющих общее происхождение, и последующего их периклинального деления. В результате первых двух делений образуются 4 клетки, нижняя пара которых располагается между клетками эпидермиса на одном уровне с ними и становится парой базальных клеток. Верхние клетки несколько бóльших размеров и являются инициальными клетками секреторного аппарата железки; деление этих клеток приводит к росту железки, причем деления в одном ряду происходят неодновременно с делениями в другом. В результате такой асинхронности можно легко наблюдать железки с промежуточным четным в одном и нечетным в другом ряду числом клеток (рис. 3, *б—ж*). Последовательные деления претерпевают клетки, остающиеся в нижней части головки, оттесняя вверх клетки, которые более не делятся и начинают дифференцироваться как секретирующие, т. е. развитие железки идет в базипетальном направлении. Увеличение числа клеток ведет к увеличению размеров железки: так, 2-клеточная железка имеет размер 14—18 мкм, 4-клеточная — 18—24, 6-клеточная — 28—32, 8-клеточная — 44—48 мкм. Изменяется и морфология клеток, составляющих железку: со стадии 5—6-клеточной головки (рис. 3, *г—д*) начинает проявляться различие в структуре между базальными клетками и секреторными клетками, составляющими головку железки. Цитоплазма в секретирующих клетках более густой консистенции, у нее выше способность к адсорбции красителей, она более зернистая, чем в базальных клетках. Выделить клетки ножки в железках стевии по каким-либо признакам не удается. На стадии 7—8-клеточной головки (рис. 3, *е—ж*) в апикальных клетках железки наблюдается обособление мелких вакуолей, которые постепенно сливаются друг с другом, образуя одну большую вакуоль, оттесняющую ядро к периферии клетки, обычно к центральной стенке, что свидетельствует о некотором снижении функциональной активности этих клеток. Возможно, это связано с увеличением направленного активного транспорта веществ, образующих секрет, от базальных клеток головки в апикальную часть либо с некоторой конверсией этих веществ перед включением в состав секрета. Секрет выделяется в апикальную часть железки и скапливается над кутикулой, которая под его давлением отделяется от поверхности клеток и куполообразно взду-

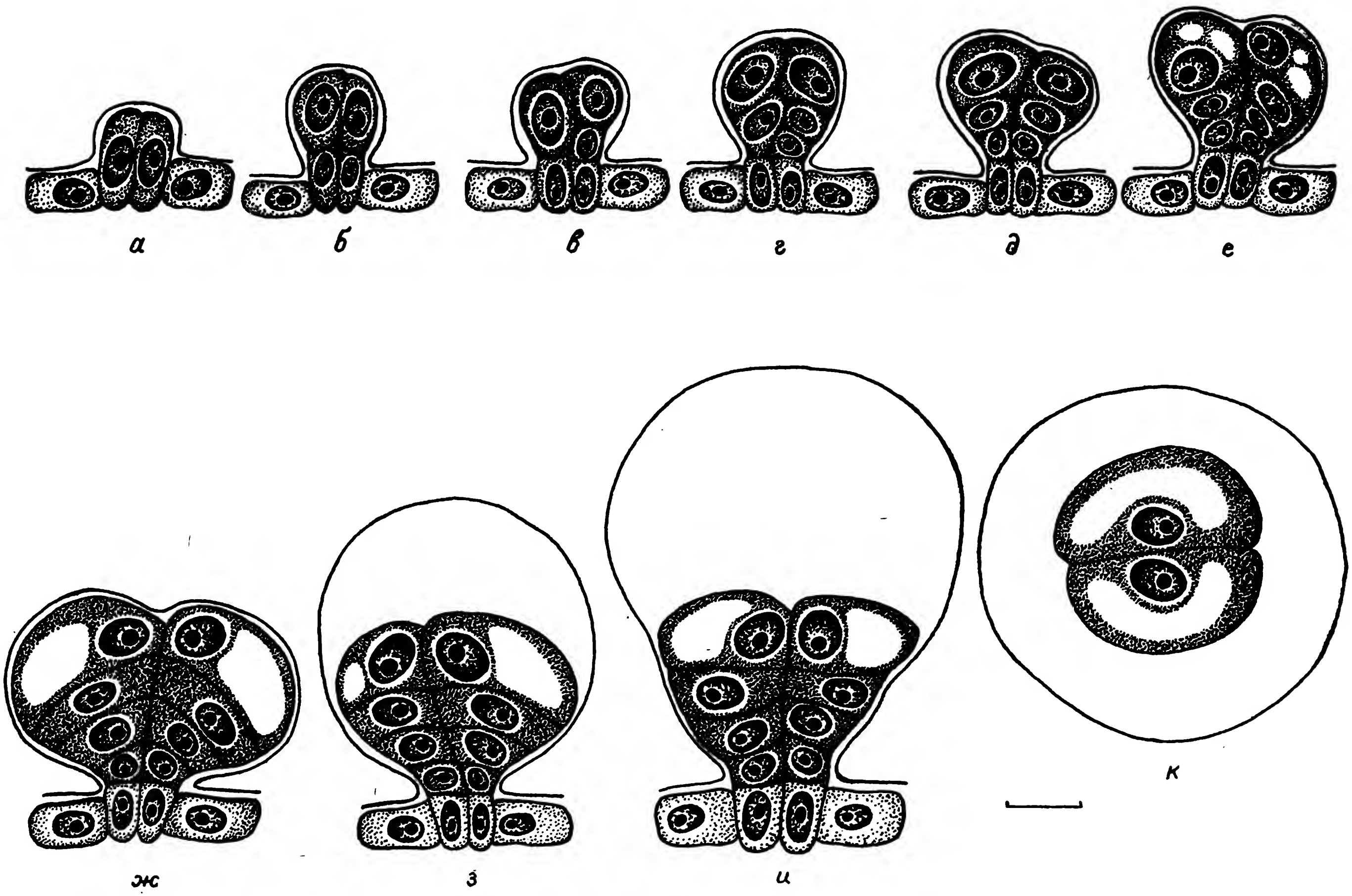


Рис. 3. Последовательность онтогенеза железок у *Stevia rebaudiana*.

а — выпячивание протодермальной инициали над поверхностью органа; *б* — результат первого деления — 4-клеточная железка; *в*—*ж* — последовательные деления клеток головки и формирование клеточной структуры железки; *з* — образование субкутикулярной полости; *и* — зрелая железка; *к* — зрелая железка (вид сверху). Масштабная линейка — 10 мкм.

вается, поверхность ее постепенно увеличивается, при этом образуется растущая субкутикулярная полость (рис. 3, *з—к*). У зрелой железки субкутикулярная полость составляет 1/2—2/3 объема, диаметр достигает 48—55 мкм. Кутикула прочная, сохраняет целостность в течение всей жизни железки, в результате чего секрет постоянно остается заключенным в субкутикулярной полости, испарение эфирного масла происходит непосредственно через поверхность кутикулы.

Сформировавшаяся железка имеет следующее строение: в ее основании располагаются 2 базальные клетки, имеющие сходную с эпидермисом структуру цитоплазмы и ядра, однако по происхождению они связаны с железкой. Об этом свидетельствует тот факт, что при мацерации тканей уксусной кислотой или другими агентами базальные клетки сначала теряют связь с клетками эпидермиса и только при длительном кипячении отделяются от клеток апикальной части железки. Клетки головки (секретирующая часть железки) имеют цитоплазму с зернистым строением и высокой степенью поглощения красителей. Как правило, в апикальных клетках головки наблюдается сильная вакуолизация цитоплазмы, что приводит к смещению ядра к центру железки. Ядра округлой или овальной формы. По периферии кариоплазмы наблюдается хроматиновая зернистость в виде глыбок различных очертаний или точек. Ядрышко округлой формы, окружено светлой зоной плазмы. Вокруг ядра четко просматривается зона просветленной цитоплазмы. Размеры клеток в апикальной части головки намного превышают размеры клеток в базальной ее части. В целом морфология клеток головки свидетельствует об их высокой функциональной нагрузке (секреторные клетки), а клетки ножки являются неспециализированными постаментными клетками.

При развитии железок на листе со стадии 5—6-клеточной головки происходит заглубление их в ткань листа. При этом мезофилл листа, разрастаясь, образует воронкообразное углубление, в котором располагается железка, со всех сторон до уровня субкутикулярной полости погруженная в эпидермальную ямку.

Железки стевии по наличию 8-клеточной головки и 2-клеточной ножки, по происхождению их из одной протодермальной инициали могут быть отнесены к типу IV — экзогенные железистые структуры, к форме — трихом с многоклеточной головкой и многорядной ножкой, по классификации терпеноидсодержащих структур Г. А. Денисовой (1989).

По мере роста растения цвет секрета в железках изменяется от прозрачного в марте—апреле через различные оттенки желтого в мае—октябре до светло-коричневого в ноябре—декабре. Это может быть связано как с изменением характера секреции в онтогенезе растения, так и с постепенным изменением состава секрета (окисление, осмоление, полимеризация, загустение, деструкция и др.) под влиянием условий внешней среды.

Как отмечалось выше, опушены все надземные органы растения. Результаты однофакторного дисперсионного анализа показывают, что плотность расположения каждого типа трихомов и суммарная опушенность достоверно зависят от места расположения на растении участка поверхности.

На стебле наибольшей плотностью распределения характеризуются мелкие волоски, затем следуют крупные волоски и наиболее редко расположенные железки (табл. 1). Наблюдается четко выраженная тенденция увеличения опушенности стебля от базальной части к апикальной. Решающую долю в увеличение суммарной опушенности вносят мелкие волоски, плотность которых резко возрастает в направлении от основания стебля к верхушке. Наблюдается также заметное увеличение плотности крупных волосков. Плотность расположения железок в средней и апикальной частях стебля практически не изменяется, и лишь у основания она уменьшается примерно в 2 раза, что, вероятно, связано с одревеснением базальной части стебля,

ТАБЛИЦА 1

Плотность распределения шт./мм^2, трихомов различных типов на надземных органах стевии в генеративной фазе развития (1989—1990 гг.)

Органы растения	Крупные волоски ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$)	Мелкие волоски ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$)	Железки ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$)	Суммарная лотность ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$)
Стебель:				
базальная часть	4.0 ± 0.02	24.0 ± 1.23	1.6 ± 0.01	29.6 ± 1.26
средняя часть	6.9 ± 0.39	84.0 ± 3.62	3.8 ± 0.03	94.7 ± 4.04
апикальная часть	18.4 ± 1.18	124.3 ± 1.90	3.7 ± 0.03	146.5 ± 3.11
Лист (верхний эпидермис):				
основание	12.9 ± 0.05	16.9 ± 0.03	1.5 ± 0.09	31.3 ± 0.10
середина	6.7 ± 0.05	21.7 ± 0.05	2.9 ± 0.09	30.7 ± 0.14
верхушка	8.5 ± 1.01	16.6 ± 0.03	5.4 ± 0.42	30.5 ± 0.09
край	17.1 ± 0.05	38.8 ± 1.80	4.6 ± 0.20	50.2 ± 1.09
Лист (нижний эпидермис):				
основание	11.7 ± 0.05	24.0 ± 0.05	2.4 ± 0.21	38.1 ± 0.14
середина	11.9 ±0.04	25.4 ± 0.05	3.3 ± 0.43	40.6 ± 0.13
верхушка	7.8 ± 0.04	29.2 ± 0.07	578 ± 0.68	42.8 ± 0.15
край	16.8 ± 0.07	51.9 ± 1.80	4.5 ± 0.45	83.2 ± 1.93
Соцветие:				
обкладка корзинки	79.5 ± 1.57	80.7 ± 1.68	17.9 ± 0.52	178.1 ± 3.77
венчик цветка	—	66.7 ± 1.05	64.4 ± 1.48	131.1 ± 3.53
чашечка цветка	—	—	258.3 ± 22.3	258.3 ± 22.3

отмиранием и обламыванием части железок. Суммарная опушенность стебля базальной части минимальная, в средней — выше более чем в 3 раза, в апикальной — максимальная (почти в 5 раз выше, чем в базальной).

Наибольшей плотностью распределения на зрелом листе, как и на стебле, характеризуются мелкие волоски, за ними следуют крупные, и наименьшую плотность распределения имеют железки (табл. 1). На верхнем эпидермисе листа плотность расположения каждого типа трихомов меньше, чем на нижнем эпидермисе, соответственно суммарная опушенность абаксиальной стороны листа выше, чем адаксиальной (табл. 1). Тенденции распределения трихомов по поверхности листа на верхнем и нижнем эпидермисе сходны между собой. Плотность расположения железок последовательно возрастает от основания к середине и от середины к краю листовой пластинки (табл. 1). Плотность расположения мелких волосков на нижней стороне листа выше, чем на верхней, крупных — одинакова на обеих сторонах и ниже, чем мелких (табл. 1). Суммарная опушенность листа мало зависит от вариации плотности расположения трихомов различных типов и остается практически постоянной величиной, лишь у края листовой пластинки возрастает (табл. 1).

Плотности расположения трихомов разных типов в каждой точке поверхности вегетативных органов практически не коррелируют друг с другом (r не превышает 0.07). Взаимосвязь расположения трихомов на репродуктивных органах выше: на обкладке корзинки, где имеются оба типа простых волосков и железки, наблюдается слабая отрицательная зависимость между распределением крупных волосков и железок (r = —0.29), крупных и мелких волосков (r = —0.48), а также слабая положительная зависимость между распределением железок и мелких волосков (r = +0.44). На венчике расположены мелкие волоски и железки. Коэффициент корреляции между плотностью их расположения $r = 0.22$. Несмотря на то что связь между расположением трихомов на репродуктивных органах более тесная, чем на вегетативных, степень ее остается слабой и зависимость не может считаться коррелятивной.

В распределении железистых трихомов по поверхности растения выявлены следующие закономерности: на стебле плотность железок возрастает от ба-

ТАБЛИЦА 2

Плотность распределения железок, шт./мм^2, на листьях разных ярусов побега у стевии в фазе генеративного развития (1989—1990 гг.)

Части листа	Место расположения листа на побеге		
	основание побега (1—2-я пара листьев) ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$)	середина побега (7—8-я пара листьев) ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$)	верхушка побега (14—15-я пара листьев) ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$)
Верхний эпидермис:			
основание листа	2.1 ± 0.13	1.5 ± 0.09	3.9 ± 0.83
середина листа	3.1 ± 0.14	2.9 ± 0.09	5.3 ± 0.11
верхушка листа	3.8 ± 0.20	5.4 ± 0.42	10.1 ± 4.56
край листа	3.3 ± 0.24	4.6 ± 0.20	9.1 ± 0.46
Нижний эпидермис:			
основание листа	2.4 ± 0.18	2.4 ± 0.21	4.8 ± 0.16
середина листа	2.9 ± 0.20	3.3 ± 0.34	8.0 ± 0.37
верхушка листа	3.9 ± 0.36	5.8 ± 0.64	11.2 ± 0.30
край листа	3.0 ± 0.19	4.5 ± 0.45	11.0 ± 0.30

зальной его части к апикальной, на листе число железок на единицу площади последовательно увеличивается от основания к середине и верхушке и от середины к краю листовой пластинки таким образом, что плотность имеет максимальную величину на верхушке листа. Тенденция распределения железок на верхнем и нижнем эпидермисе (табл. 1, 2) сходна, но абсолютная величина показателя выше на нижнем. Степень линейной положительной корреляции между плотностями распределения железок на поверхности листа увеличивается в направлении от основания к верхушке: $r = 0.59$ (основание—край), $r = 0.78$ (основание—середина), $r = 0.84$ (край—верхушка), $r = 0.86$ (середина—край), $r = 0.98$ (верхушка—середина). Степень корреляции между плотностями распределения железок на верхнем и нижнем эпидермисе возрастает от основания ($r = 0.34$) к середине ($r = 0.50$) и верхушке ($r = 0.76$) и от середины к краю листовой пластинки ($r = 0.68$).

В результате исследования распределения железок на листьях разных ярусов побега выяснилось, что описанные закономерности сохраняются независимо от расположения листа на побеге, увеличивается лишь абсолютная величина плотности от базальных листьев к срединным и апикальным (табл. 2), чем подтверждается общий закон В. Р. Заленского (1904), согласно которому у одного и того же растения верхние листья имеют более густое опушение, чем нижние. В целом можно наблюдать заметное увеличение насыщенности железками апикальной части растения по сравнению с базальной. Наиболее наглядно эта тенденция проявляется при сравнении плотности железок на вегетативной части побега и на соцветии, где эта характеристика возрастает в 3 раза и более. На репродуктивных органах у стевии наблюдается максимум плотности железок: на первом месте стоят чашелистики, на которых простые волоски не встречаются, на втором — лепестки, на третьем — листочки обвертки корзинки (табл. 1). Этот факт может служить подтверждением теории о важной роли эфирного масла как вещества гормональной природы, участвующего в регулировании процессов половой репродукции растений (Васильев, 1977). Суммарная опушенность соцветий наиболее велика, причем на первом месте находятся чашелистики, на втором — листочки обвертки корзинки, на третьем — лепестки.

Результаты изучения топографии трихомов на надземных органах стевии дают основание полагать, что трудность выделения эфирного масла методом гидродистилляции можно объяснить не только низким его содержанием и преобладанием водорастворимых компонентов, но и тем, что листья, составляющие бóльшую часть растительного сырья, несут на своей поверхности только погруженные железки, хорошо защищенные и лучше удерживающие масло, а железки, из которых можно более результативно извлекать масло таким способом, расположены только на стебле и соцветии, составляющих меньшую часть сырья. Максимум концентрации железок, наблюдающийся на репродуктивных органах растения, дает основание предположить, что выход эфирного масла из соцветий будет выше, чем из вегетативной массы; можно также ожидать увеличения выхода масла в фазы бутонизации и цветения.

Заключение

Стевия — новое для нашей страны растение, слабо изученное с ботанической точки зрения. В настоящее время интерес к нему вызван возможностью использования в диетическом питании обнаруженных в нем сладких гликозидов. Однако незаслуженно мало внимания уделяется изучению эфирного масла стевии. Данные, полученные при исследовании особенностей строения, топографии и дифференцировки трихомов стевии, могут быть использованы в последующем изучении маслообразовательного процесса, для разработки диагностики количественных характеристик содержания эфирного масла в сырье.

Все надземные органы стевии покрыты трихомами 2 типов: однорядными многоклеточными крупными (70—130 мкм дл.) и мелкими (45—50 мкм дл.) простыми и железистыми волосками — сидячими железками из 2-клеточной ножки и 8-клеточной головки (55 мкм в диам.). Железки секретируют и накапливают эфирное масло, дифференцируются экзогенно и начинают функционировать на самых ранних этапах формирования несущего их органа. Простые волоски расположены на всех органах, кроме чашечки цветка, железки — на всех органах, причем на листе они углублены в эпидермис. На всем растении наибольшей плотностью распределения характеризуются мелкие волоски, далее следуют крупные волоски, и наиболее редко расположены железки. Нижний эпидермис листа опушен сильнее, чем верхний; плотность трихомов возрастает от основания к середине и верхушке и от середины к краю листовой пластинки. Максимальная плотность распределения трихомов наблюдается на апикальной части растения и на генеративных органах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В. П. Медовая трава «каа-хэ» // Бюл. Ин-та чая и субтроп. культур. 1956. № 1. С. 168—169.

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.

Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев, 1973. 328 с.

Денисова Г. А. Терпеноидсодержащие структуры растений. Л., 1989. 231 с.

Доспехов Н. А. Математические методы в биологии. М., 1978. 268 с.

Заленский В. Р. Материалы к количественной анатомии листьев одних и тех же растений. Киев, 1904. 200 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1980. 293 с.

Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 130 с.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.

Цанава В. П., Сарджвеладзе Г. П., Харебава Л. Т. Исследование летучих соединений двулистника сладкого // Субтроп. культуры. 1989. № 3. С. 73—77.

Anonymous Stevia rebaudiana // Kew Bull. of Miscellaneous information. 1918. N 1-10. P. 343—345.

Crammer B., Ikan R. Sweet glycosides from the *Stevia* plant // Chem. Brit. 1986. Vol. 22. N 10. P. 915—916, 918.

Dobberstein R. H., Suzuki F. K. (Stevia Company). Flavor enhancing and modifying materials. 1986. US Patent N 4612942. 8.03.84—23.09.86.

Fujita Y., Taka H., Fujita J. Miscellaneous contributions to the essential oils of the plant from various territories. XLI. The components of the essential oil of *Stevia rebaudiana* Bertoni // J. Pharm. Soc. Japan. (Jakugaku Zasshi). 1977. Vol. 97. N 6. P. 692—694.

Hohmann B. Botanisch-warenkundliche Diagnostik von *Stevia rebaudiana* (Bertoni) Hemsl., einer süfstoffliefernden Pflanze // Dtsch. Lebensmittel-Rdsch. 1978. Bd 74. H. 8. S. 296—299.

Joksimovic Z. Prilog proucavanju anatomsko-morfoloske grade i hemijskin materija kod vrsla roda *Artemisia* L. USR Srbiji // Глас Прир. муз. Београду. 1976. T. 31. S. 123—128.

Maleci L. B., Marchi A. B. Artemisia vulgaris and *Artemisia verlotiorum.* A study on some differential morphological and anatomical characters // Webbia. 1984. Vol. 37. N 1. P. 185—196.

Martelli A., Frattini C. Chialva. Unusual essential oils with aromatic properties. I. Volatile components of *Stevia rebaudiana* Bert. // Flavour a. ragrance J. 1985. Vol. 1. N 1. P. 3—7.

Napp-Zinn K., Eble M. Beiträge zur systematischen Anatomie der *Asteraceae—Anthemideae*: die Trichome // Plant Syst. Evol. 1980. Bd 136. H. 3-4. S. 169—207.

Narayana B. M. Taxonomic value of trichomes in *Vernonia* Schreb. (*Asteraceae*) // Proc. Indian Acad. Sci. 1979. Vol. 88. N 5. Pt 2. P. 347—357.

Solereder H. Systematic anatomy of the dicotyledons. II. Oxford, 1908.

Tetley U. The secretory system of the roots of the *Compositae* // New Phytol. 1925. Vol. 24. P. 138—162.

Vermeer J., Peterson R. L. Glandular trichomes on the inflorescence of *Chrysanthemum morifolium* cv. *Dramatic* (*Compositae*). I. Development and morphology // Can. J. Bot. 1979a. Vol. 57. N 7. P. 705—713.

Vermeer J., Peterson R. L. Glandular trichomes on the inflorescence of *Chrysantemum morifolium* cv. *Dramatic* (*Compositae*). II. Ultrastructure and histochemistry // Can. J. Bot. 1979b. Vol. 57. N 7. P. 714—729.

Wittman W., Freitag A. A modified method of preparation and staining with acetoferrohematoxyline // Stain Technol. 1963. N 38. P. 5.

Никитский ботанический сад
Крым, Ялта

Получено 6 V 1991

SUMMARY

The structure of trichomes of various morphology in industrially potent plant *Stevia rebaudiana* has been described. The morphometric characteristics of each trichome type are given. Biology, morphology and anatomy of the plant are briefly described. Topographical pattern of hairs and glands on the overground organs, their surface density on all organs and developmental anatomy are studied.

УДК 582.669.2(581.48)

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 4

Н. К. Ковтонюк

СТРУКТУРА ПОВЕРХНОСТИ СЕМЯН СИБИРСКИХ *GYPSOPHILA* (*CARYOPHYLLACEAE*) В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ

N. K. KOVTONYUK. THE STRUCTURE OF SEED SURFACE AND THE SYSTEMATICS OF THE SIBERIAN *GYPSOPHILA* SPECIES (*CARYOPHYLLACEAE*)

Исследована структура поверхности семян 10 видов *Gypsophila* флоры Сибири с помощью сканирующего электронного микроскопа. Выявлено, что дополнительными диагностическими признаками на секционном, рядовом и видовом уровнях являются форма клеток экзотесты, наличие выростов и извилин стенок клеток экзотесты. Данные признаки стабильны и позволяют различать по семенам близкие виды *G. patrinii* и *G. sambukii*, *G. altissima* и *G. cephalotes*.

Центр видового многообразия крупного (более 100 видов) евразиатского рода *Gypsophila* L. (Качим) расположен, вероятно, в аридных районах области

Древнего Средиземноморья и в степных районах Евразии (Юрцев, 1971). В Сибири род представлен 10 видами (Шишкин, 1931; Ковтонюк, 1991, 1993), произрастающими в основном в южных районах на щебнистых и каменистых склонах, на альпийских и субальпийских лугах, в сухих сосновых разреженных борах, в каменистых степях. В данной работе принята система рода *Gypsophila*, предложенная Б. К. Шишкиным (1936).

При составлении морфологических описаний видов рода *Gypsophila* для «Флоры Сибири» мною (Ковтонюк, 1993) использовались дополнительные диагностические признаки структуры поверхности семян. Однако ни словесные описания, ни рисунки не могут заменить фотографий семян, сделанных с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) (Barthlott, 1981).

В работах В. И. Кожанчикова (1967, 1975) по сем. *Caryophyllaceae* (роды *Silene, Melandrium, Moehringia, Arenaria, Stellaria, Spergularia, Myosoton*) доказана возможность использования морфологических признаков семян для разграничения отдельных групп видов в пределах рода, для анализа взаимосвязей видов, относящихся к разным родам, для выяснения взаимоотношений отдельных родов внутри семейства. Определенный интерес представляют работы Г. Е. Федосеева (1988а, б) по анатомо-морфологическому исследованию семян *Melandrium, Gastrolychnis* и *Silene*. Непосредственно по морфологии семян 14 видов *Gypsophila* флоры Украины выполнена работа О. М. Царенко (1987) с использованием СЭМ модели JSM-35C и напылением семян золотом. К сожалению, качество фотографий, опубликованных в этом журнале, оставляет желать лучшего. Материалы, приведенные в статье, позволяют сделать выводы о возможности использования морфологии поверхности семян качимов в качестве дополнительных диагностических признаков.

Большим подспорьем в завершении настоящей работы послужили выход в свет обработки сем. *Caryophyllaceae*, выполненной З. И. Гвинианидзе и Т. А. Федотовой (1991), а также статья Т. А. Федотовой и Р. Р. Арджановой (1992). В данной статье я придерживаюсь терминологии, предложенной этими авторами.

Материал и методика

Изучались семена 10 видов рода *Gypsophila* флоры Сибири: *G. sericea* (Ser.) Kryl., *G. violacea* (Ledeb.) Fenzl, *G. desertorum* (Bunge) Fenzl, *G. altissima* L., *G. cephalotes* (Schrenk.) Will., *G. paniculata* L., *G. perfoliata* L., *G. sambukii* Schischk., *G. patrinii* Ser., *G. davurica* Turcz. ex Fenzl. Структуру поверхности семян исследовали с помощью СЭМ модели Hitachi-HHS-2R по ранее описанной методике (Ковтонюк, 1986, 1987). Для сравнения семена одного вида брались из нескольких географических точек, по 3—7 шт. из каждой точки. Полученные фотографии при разном увеличении (в 20—1000 раз) помогли выявить стабильные диагностические признаки на видовом и секционном уровнях.

Результаты и их обсуждение

3 вида качимов секции *Heterochroa* (Bunge) Schischkin (табл. I) принадлежат к ряду *Glandulosae* Schischkin и характеризуются высоким ростом, распростертыми, приподнимающимися либо восходящими, густоопушенными стеблями и ширококолокольчатыми чашечками цветков. Семена этих видов внешне также однотипны: почковидные либо округло-почковидные, с хорошо выраженным заглубленным рубчиком (табл. I, *1*, *4*, *7*).

Сканирование в области спинки семени при увеличении в 200—500 раз позволяет обнаружить отличия по форме клеток экзотесты, что является диагностическим признаком на видовом уровне. Так, у *G. sericea* несколько необычные для качимов клетки экзотесты правильной округлой формы, плоские, иногда вдавленные по центру (табл. I, *2*, *3*). У *G. violacea* клетки экзотесты продолговатые, выпуклые (табл. I, *5*, *6*), стенки соседних клеток извилистые, почти городчатые (длина извилин менее 1/4 ширины клетки). Для *D. desertorum* характерны почти плоские клетки экзотесты неправильной продолговато-округлой формы, стенки клеток извилистые либо прямые (табл. I, *8*, *9*). В будущем интересно было бы посмотреть семена других видов из этого ряда, произрастающих на Кавказе (*G. glandulosa* (Boiss.) Walp.) и в Средней Азии (*G. microphylla* (Schrenk) Fenzl, *G. turkestanica* Schischk.), для того чтобы сделать выводы о правомерности системы рода *Gypsophila*, предложенной Шишкиным.

Секция *Gypsophila* Boiss. представлена в Сибири 7 видами, для 6 из них приведены микрофотографии семян (табл. I, II).

G. altissima, *G. cephalotes* и *G. paniculata* относятся к ряду *Parviflorae* Fenzl. Это высокие растения с сильно ветвистыми, голыми либо в верхней части железисто-опушенными стеблями. В гербариях нередко встречается неправильное определение *G. cephalotes*. Этот близкий к *G. altissima* вид отличается от последнего более компактными головчатыми полузонтиками и короткими цветоножками. Затруднения могут возникнуть при определении экземпляров, произрастающих на стыке ареалов 2 видов в Туве и Горном Алтае. Проведенное исследование показало, что эти виды хорошо различимы по семенам. У *G. altissima* семена с ровными рядами выпуклых клеток экзотесты, с выпуклыми наружными стенками; антиклинальные стенки образуют 3—4 пары симметричных извилин (длиной до 1/2 ширины клетки) (табл. I, *10—12*). У *G. cephalotes* наружные стенки клеток экзотесты сильно выпуклые; антиклинальные стенки с глубокими узкими неровными складками (выростами) (табл. I, *13*, *15*). Признак этот стабильный и позволяет в спорных случаях проводить точную диагностику экземпляров, имеющих зрелые семена. У *G. paniculata* наружные стенки клеток экзотесты слабо выпуклые, антиклинальные стенки с короткими извилинами (табл. II, *1—3*). Очень своеобразна поверхность семян у *G. perfoliata*, принадлежащего к ряду *Trichotomae* Schischkin. При малом увеличении заметен «гребень» на спинке уплощенного почковидного семени, образованный 3 рядами выпуклых клеток экзотесты, тогда как остальная поверхность семени ровная и гладкая (табл. II, *4*, *5*). Сканирование при 500-кратном увеличении позволяет увидеть границы клеток неправильной формы, со слегка выпуклыми наружными извилистыми антиклинальными стенками (табл. II, *6*).

Следующие 2 вида качимов — *G. sambukii* и *G. patrinii* — хотя и принадлежат к разным рядам, но довольно близки внешне и вызывают нередко затруднения в определении, особенно на стыке их ареалов в Восточной Сибири. Для семян *G. sambukii* характерны конусовидные выросты наружных стенок клеток экзотесты (макропапиллы), особенно хорошо заметные на дорсальной стороне (табл. II, *7—9*). У *G. patrinii* (табл. II, *10—12*) клетки экзотесты продолговатой формы, с хорошо заметными выростами стенок (длиной в 1/2 ширины клетки). В степях Восточной Сибири произрастает очень близкий к *G. patrinii* вид *G. davurica*. Структура поверхности семян обоих видов весьма сходна, и принадлежат они к одному ряду *Grandiflorae* Fenzl.

В целом исследование структуры поверхности семян *Gypsophila* с помощью СЭМ оказалось перспективным. Выявлены стабильные диагностические признаки на секционном, рядовом и в некоторых случаях на видовом уровнях. Не вызывает сомнений выделение однолетних видов в самостоятельный род

Psammophiliella Ikonn.: исследованная нами структура семян *P. muralis* (L.) Ikonn. — еще одно тому подтверждение. При сканировании семян *Gypsophila heteropoda* Freyn из Азербайджана обнаружены выпуклые и вытянутые в виде головчатых макропапилл клетки экзотесты, что сближает этот вид с *G. sambukii.* Оба принадлежат к одному ряду *Imbricariae* Fenzl. Интересно исследовать структуру поверхности семян всех видов *Gypsophila,* что позволило бы уточнить систему рода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гвинианидзе З. И., Федотова Т. А. Семейство *Garyophyllaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 3. Двудольные. *Caryophyllidae—Dilleniidae.* Л., 1991. С. 59—74.

Ковтонюк Н. К. Изучение поверхности семян сибирских видов рода *Juncus* L. (*Juncaceae*) с помощью сканирующего электронного микроскопа. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1986. № 7861-В. 22 с.

Ковтонюк Н. К. Род *Luzula* (*Juncaceae*) в Сибири // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 10. С. 1397—1400.

Ковтонюк Н. К. Использование скульптуры поверхности семян в систематике некоторых гвоздичных // Пермский университет науке и производству. Науч. сессия. Пермь, 1991. С. 227—229.

Ковтонюк Н. К., Gypsophila L. — Качим // Флора Сибири. Т. 6. *Portulacaceae—Ranunculaceae.* Новосибирск, 1993. С. 81—87.

Кожанчиков В. И. Морфологические признаки семян семейства *Caryophyllaceae* и возможные пути их эволюции // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 9. С. 1277—1286.

Кожанчиков В. Е. Изменчивость морфологических признаков семян представителей семейства *Caryophyllaceae* Juss. // Вопр. сравнительной морфологии семенных растений. Л., 1975. С. 108—128.

Федосеев Г. Е. Анатомо-морфологическое исследование семян представителей родов *Melandrium* Roehl. и *Silene* L. // Бюл. МОИП. Биол. науки. 1988а. № 6. С. 58—68.

Федосеев Г. Е. О морфологических признаках семян *Melandrium sachalinense* (F. R. Schmidt) Kudo и *M. akinfievii* (Schmalh.) Schischk. (*Caryophyllaceae*) // Бюл. МОИП. Биол. науки. 1988б. № 10. С. 60—65.

Федотова Т. А., Арджанова Р. Р. Морфология семени рода *Gypsophila* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 5. С. 1—16.

Царенко О. М. Морфологическая особенность семян *Gypsophila* L. s. l. (*Caryophillaceae*) // Укр. бот. журн. 1987. Т. 44. № 4. С. 55—58.

Шишкин Б. К. Gypsophila L. // П. Н. Крылов. Флора Западной Сибири. Томск, 1931. Т. 5. С. 1084—1094.

Шишкин Б. К. Качим — *Gypsophila* L. // Флора СССР. М.—Л., 1936. Т. 6. С. 731—777.

Юрцев Б. А. Gypsophila L. — Качим // Арктическая флора СССР. Л., 1971. Вып. 4. С. 116—119.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—356.

Центральный сибирский ботанический сад
СО РАН
Новосибирск

Получено 9 VIII 1993

SUMMARY

The structure of seed surface in 10 species of the Siberian *Gypsophila* was studied using scanning electron microscope. The supplementary diagnostic characters at sectional, serial and specific levels are the form and structure of the exotestal cells. These characters are stable and promote the identification of such closely related species as *G. patrinii* and *G. sambukii*, *G. altissima* and *G. cephalotes.*

УДК 581.3:582.765.2

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 4

С. В. Шевченко

К ЭМБРИОЛОГИИ *PISTACIA MUTICA* (*ANACARDIACEAE*)

S. V. SHEVCHENKO. ON THE EMBRYOLOGY OF *PISTACIA MUTICA* (*ANACARDIACEAE*)

Дана эмбриологическая характеристика занесенного в «Красную книгу Украины» вида *Pistacia mutica* в связи с выяснением причин его слабого семенного возобновления в Крыму. Изучены процессы генезиса пыльника и семяпочки, мужской и женской генеративных сфер, описаны прогамная фаза, сингамия, эндоспермо- и эмбриогенез.

Фисташка туполистная *Pistacia mutica* Fisch. et Mey. — ценное засухоустойчивое долговечное декоративное растение, типичный представитель восточно-средиземноморской флоры. Оно может быть широко использовано в озеленении и закреплении склонов, придорожных участков южного и юго-восточного Крыма. В странах СНГ естественно произрастает в Крыму (от Севастополя до Коктебеля, на Мекензевых горах, в окр. Бахчисарая), в районе Новороссийска, в восточном и южном Закавказье. На Кавказе хорошо размножается вегетативно и в отдельные годы дает обильные всходы (Щипанова, 1966), тогда как в Крыму семенами размножается плохо. Из-за малого числа ювенильных особей в популяциях фисташки нарушен возрастной состав, в связи с чем она занесена в «Красную книгу Украины».

Особенности эмбриологии *Pistacia mutica* были изучены с целью выяснения причин слабого семенного возобновления и разработки приемов сохранения этого вида в Крыму.

Материал и методика

Материал для исследований был собран по всему ареалу фисташки в Крыму. Для эмбриологических исследований проводили темпоральную фиксацию в Никитском ботаническом саду. Изучение эмбриологических процессов осуществляли на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятой методике и окрашенных метиловым зеленым и пиронином с подкраской алциановым синим (Шевченко, Чеботарь, 1991). Препараты анализировали с помощью микроскопа NFPK фирмы Цейсс, рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4. Рост пыльцевых трубок в тканях столбика наблюдали с применением люминесцентной микроскопии (Литвак, 1978).

Результаты исследований

Фисташка туполистная, по классификации Е. Л. Кордюм и Г. И. Глущенко (1976), может быть однодомной, полигамной и двудомной, поскольку в популяциях встречаются: а) формы с мужскими и женскими цветками на одной особи; б) формы только с мужскими или только с женскими цветками; в) формы с мужскими или женскими цветками, на которых могут образовываться побеги или цветки противоположного пола.

Цветет фисташка в Крыму в конце мая (22—26). Цветки в верхушечных или пазушных (обычно метельчатых) соцветиях, мелкие, 5-членные. Андроцей состоит из многих тычинок, в завязи одна нормально развивающаяся семяпочка. Мужские цветки содержат рудимент завязи, женские цветки без следов андроцея.

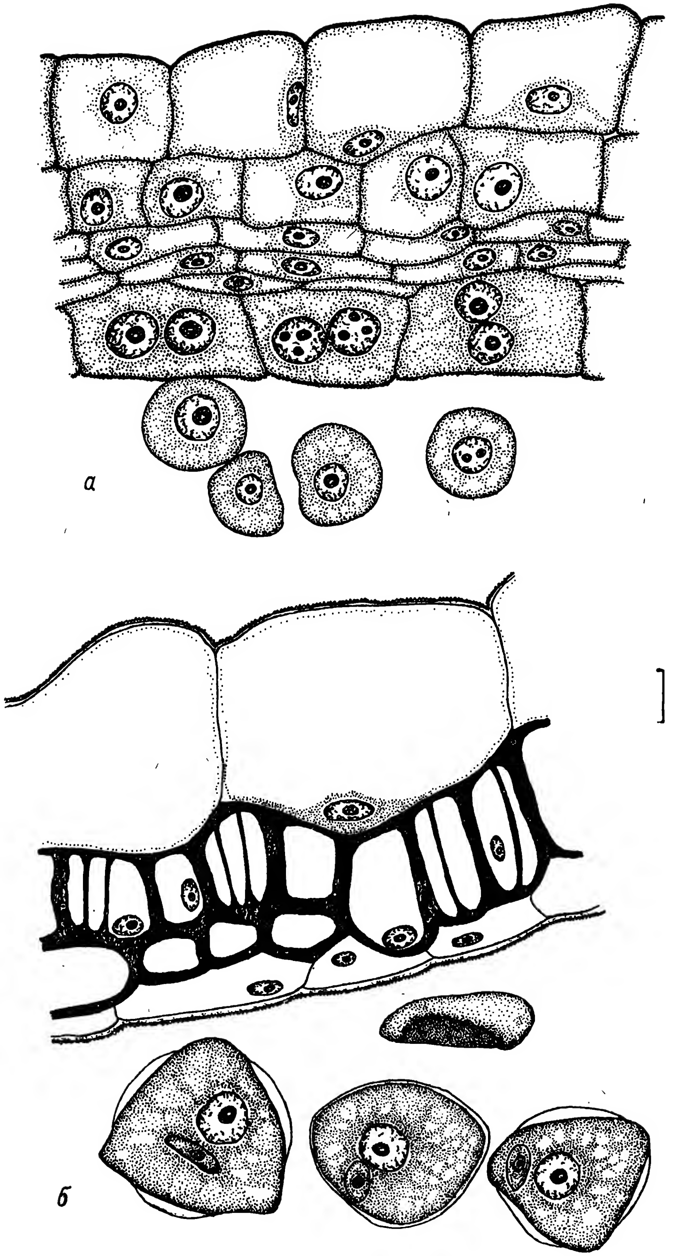


Рис. 1. Стенка пыльника *Pistacia mutica.*
а — сформированная стенка; *б* — стенка зрелого микроспорангия. Масштабная линейка — 10 мкм.

Проведенный анализ семенной продуктивности фисташки по всему ареалу в Крыму показал, что только в отдельные годы формируются нормальные семена (Шевченко, Васильева, 1990). Например, в 1985 г. в Никитском саду полноценных семян было 41%, в 1987 г. — 30%, тогда как в 1986, 1988—1991 гг. полноценными оказались только единичные семена или таковых не было совсем. Для выяснения причин пустосемянности фисташки изучены процессы формирования пыльника и семяпочки, опыления, оплодотворения, эндоспермо- и эмбриогенез.

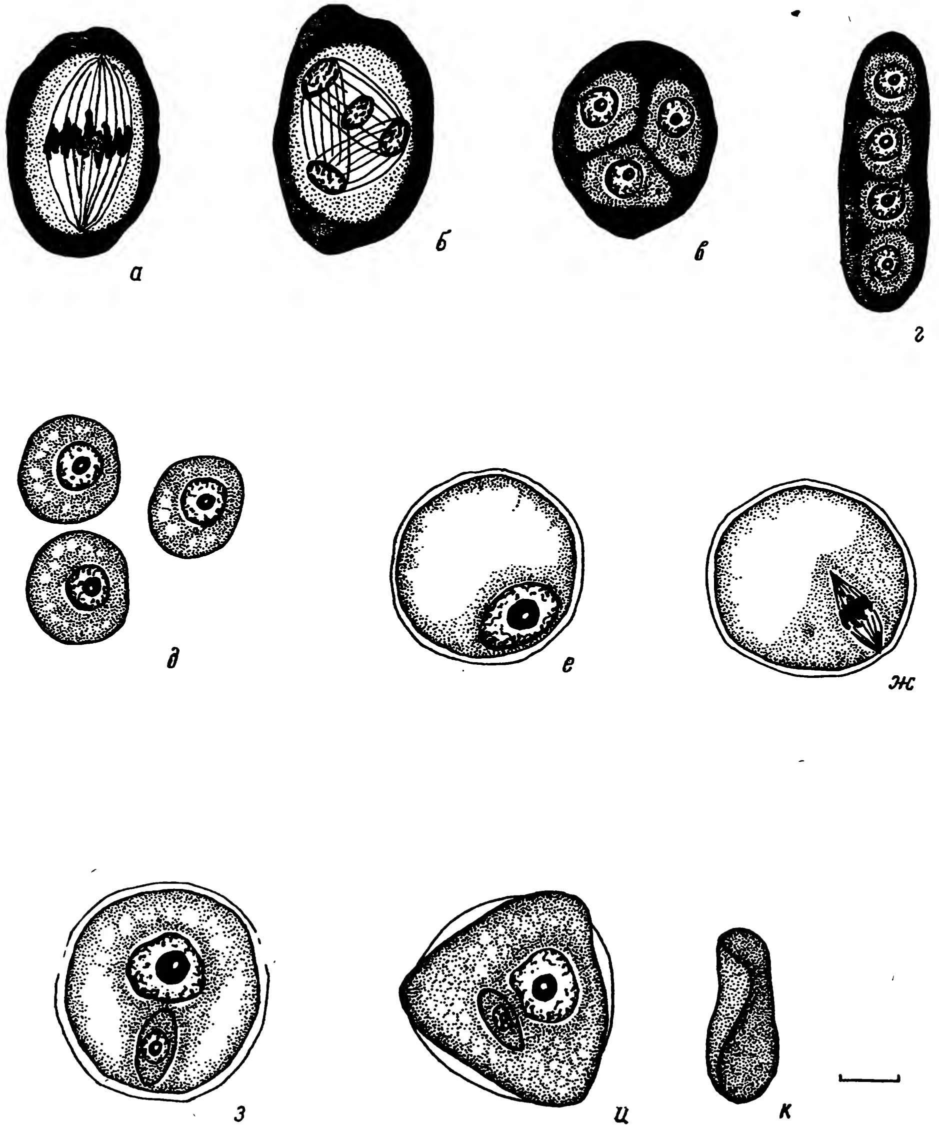


Рис. 2. Микроспорогенез и формирование пыльцевого зерна *Pistacia mutica*.

_а_ — первое деление мейоза; _б_ — второе деление мейоза; _в_ — тетраэдральное расположение микроспор; _г, д_ — микроспоры после распада тетрад; _е—з_ — первое деление при формировании мужского гаметофита; _и_ — зрелое пыльцевое зерно; _к_ — дефективное пыльцевое зерно. Масштабная линейка — 10 мкм.

Заложение зачатков мужских соцветий фисташки осуществляется в пазухах молодых листьев побегов текущего года в конце апреля—начале мая в год, предшествующий цветению. В июне формируются гнезда пыльников и закладывается первичный археспорий. В течение лета пыльники увеличиваются в размерах, зимуют на стадии археспория. Весной следующего года (конец марта—начало апреля) обособляются материнские клетки микроспор.

Пыльники фисташки 4-гнездные, вскрываются продольными щелями. Стенка пыльника образуется по основному типу, полностью сформирована к началу мейоза и состоит из эпидермиса, эндотеция, 1—3 средних слоев и тапетума (рис. 1, *а*). Средние слои эфемерны и рано дегенерируют. Та-

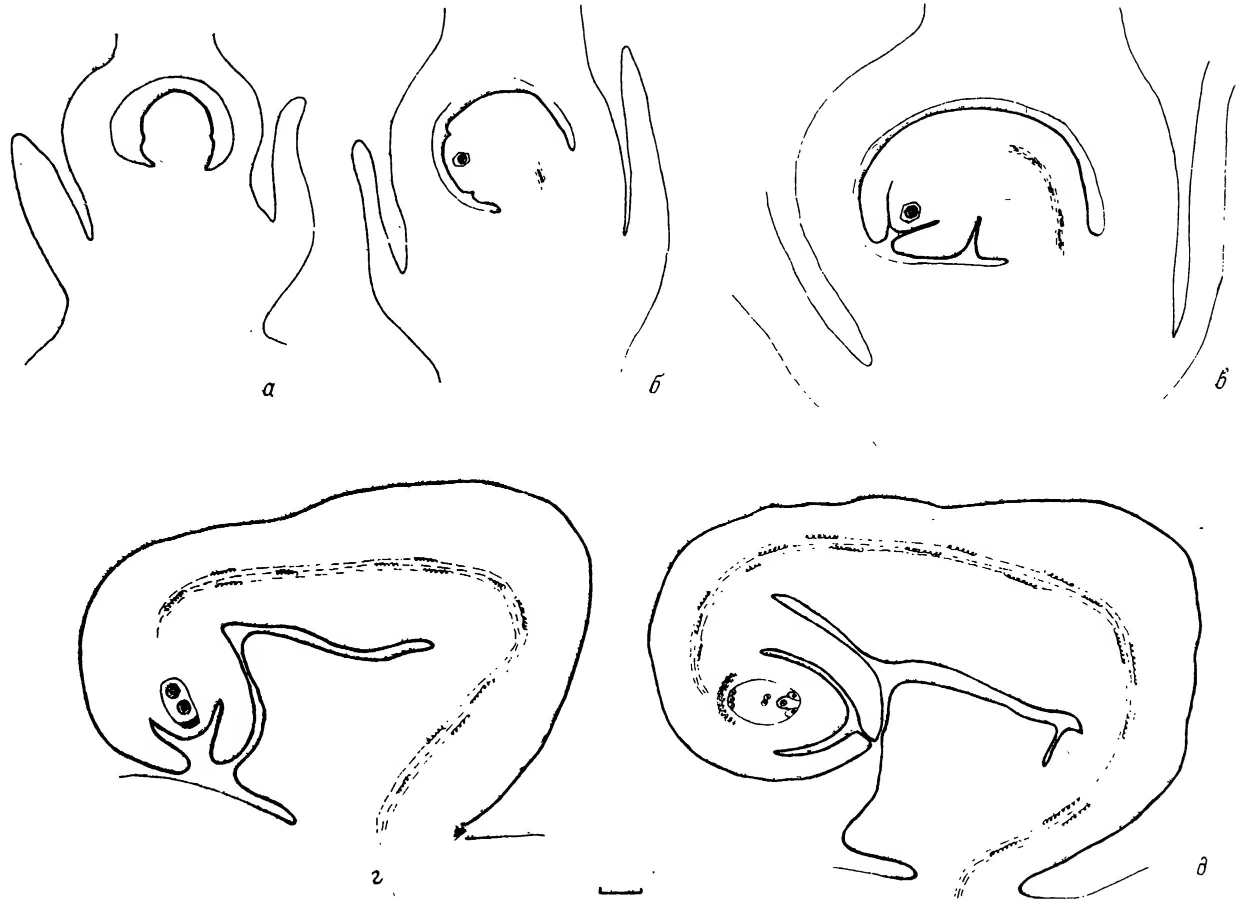


Рис. 3. Последовательные этапы (*а—д*) формирования семяпочки.

Масштабная линейка — 100 мкм.

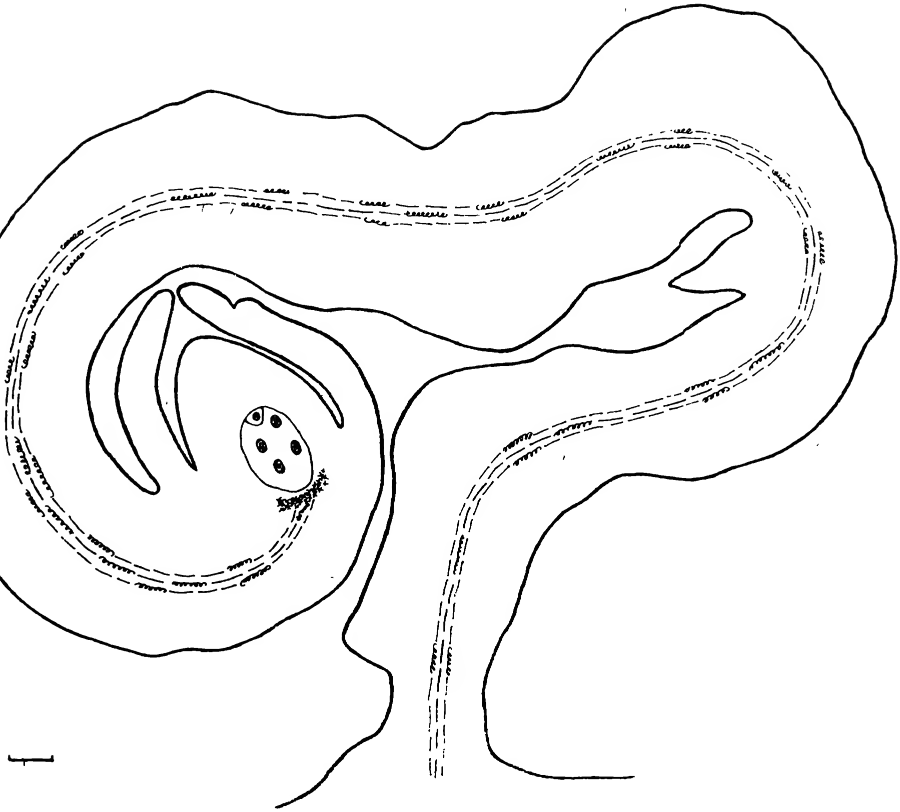


Рис. 4. Семяпочка на стадии зиготы.
Масштабная линейка — 100 мм.

петум секреторный, 1-слойный, первые признаки его деструкции можно наблюдать во время образования тетрад микроспор, а полный лизис наступает ко времени формирования пыльцевых зерен. Стенка зрелого пыльника представлена эпидермисом, клетки которого значительно увеличиваются, и эндотецием, иногда присутствуют остатки среднего слоя (рис. 1, *б*).

Образование микроспор симультанное (рис. 2). Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, спермиогенез происходит в пыльцевой трубке. На питательных средах пыльцевые зерна начинают прорастать через 2—3 ч после посева, в естественных условиях рост пыльцевых трубок также начинается через 2—3 ч после нанесения пыльцы на рыльце пестика. Во вскрывающихся пыльниках наряду с нормальными пыльцевыми зернами (рис. 2, *и*) наблюдаются дефективные (рис. 2, *к*).

Семяпочка крассинуцеллятная, анатропная, на поздних стадиях развития (во время развития эндосперма) цирцинотропная, с одним интегументом (см. таблицу-вклейку). Иногда в результате расщепления верхушки первоначально заложившегося единственного интегумента образуется второй интегумент (рис. 3). Нуцеллус мощный и сохраняется почти до полной дифференциации зародыша. Фуникулус длинный, изогнутый, имеются фуникулярный обтуратор и гипостаза (рис. 4).

Археспориальная клетка одна, делясь, образует париетальную и спорогенную клетки. Из париетальной формируется париетальная ткань, спорогенная преобразуется в мегаспороцит, который в результате мейоза образует линейную тетраду мегаспор (рис. 5, *а*). Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу из халазальной мегаспоры (рис. 5, *б—д*). Зрелый заро-

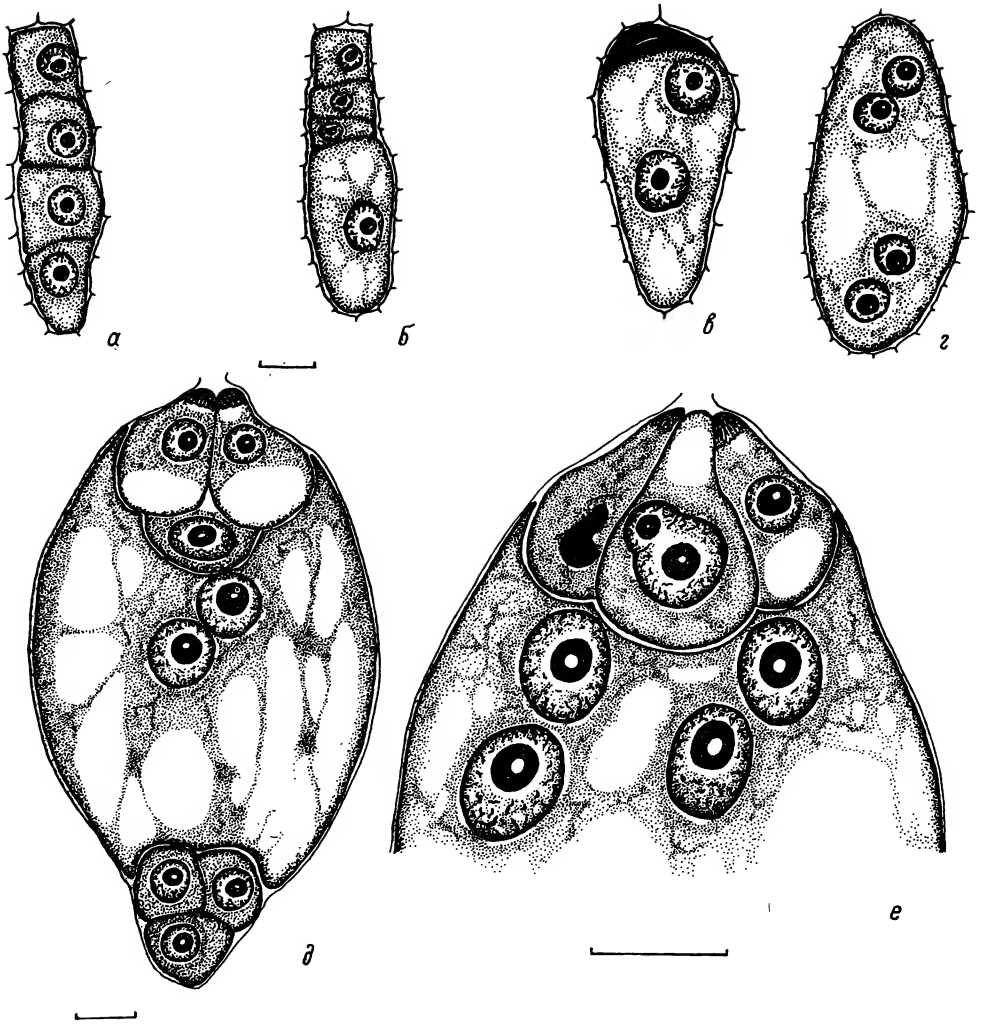


Рис. 5. Развитие зародышевого мешка и процесс оплодотворения.

а, б — тетрады мегаспор на разных стадиях развития; *в—д* — формирование зародышевого мешка; *е* — 4-ядерный эндосперм и сингамия. Масштабная линейка — 10 мкм.

дышевый мешок довольно крупный, округлый, 8-ядерный, 7-клеточный (рис. *5*, *д*). Яйцевой аппарат ярко выражен, яйцеклетка с крупной вакуолью в микропилярной части и довольно крупным, окруженным цитоплазмой ядром. Синергиды грушевидной формы, так же как и у *P. atlantica* Desf. (Grundwag, 1976), с нитчатым аппаратом. Полярные ядра обычно сливаются до оплодотворения. Антиподы довольно крупные и сохраняются длительное время, как и у *P. vera* L. (Александровский, Наумова, 1985).

Фисташке туполистной, как и фисташке настоящей (Николяи, Александровский, 1983), свойственна халазогамия. Пыльцевая трубка из тканей пестика через полость завязи проникает в фуникулус, вдоль проводящего пучка фуникулуса растет до халазы, затем по ткани нуцеллуса достигает микропилярного конца зародышевого мешка и через синергиду изливает свое содержимое в зародышевый мешок (рис. 6), где и происходит двойное оплодотворение. Тройное слияние осуществляется раньше, чем сингамия. Во время слияния гамет мы наблюдали 4 ядра эндосперма (рис. *5*, *е*).

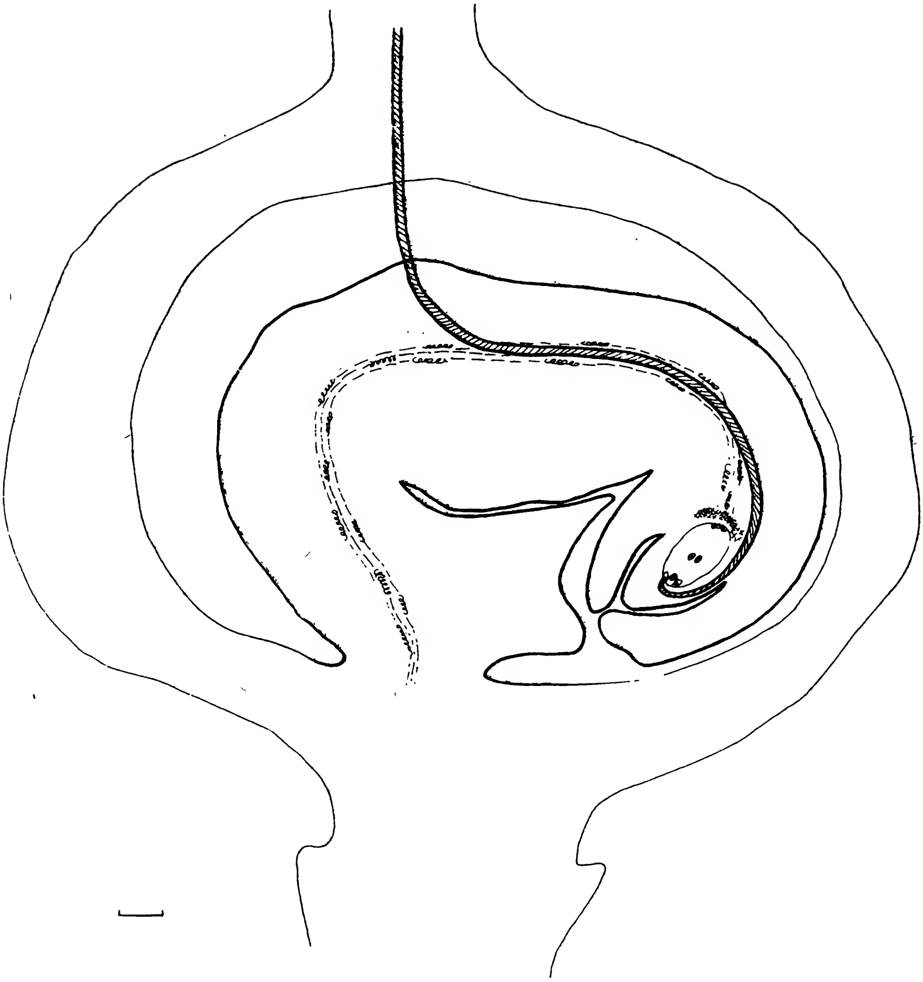


Рис. 6. Схема прорастания пыльцевой трубки.
Масштабная линейка — 100 мкм.

Эндосперм нуклеарный, начинает развиваться значительно раньше зиготы. На начальных этапах развития эндосперма его ядра концентрируются в основном в микропилярной части центральной клетки зародышевого мешка, позднее они располагаются в плотной цитоплазме по периферии центральной клетки, середина которой занята вакуолью. Как у *Anacardium occidentale* и *P. vera* (Copeland, 1961), цитокинез у *P. mutica* обычно начинается в микропилярной части на стадии многоклеточного зародыша. Клетки эндосперма плотно окружают зародыш, ядра их часто имеют несколько ядрышек, цитоплазма довольно густая. Эндосперм полностью используется растущим зародышем и в зрелом семени отсутствует.

Наблюдаемые начальные стадии развития зародыша позволяют нам предположить, что эмбриогенез происходит по Onagrad-типу. Первое деление зиготы поперечное с образованием базальной и апикальной клеток проэмбрио. Затем апикальная клетка делится продольно, базальная делится поперечно, несколько опережая апикальную. Иногда апикальная делится чуть раньше базальной, и образовавшиеся в результате этого деления клетки снова делятся продольно, а затем все 4 делятся поперечно, образуя группу из 8 клеток.

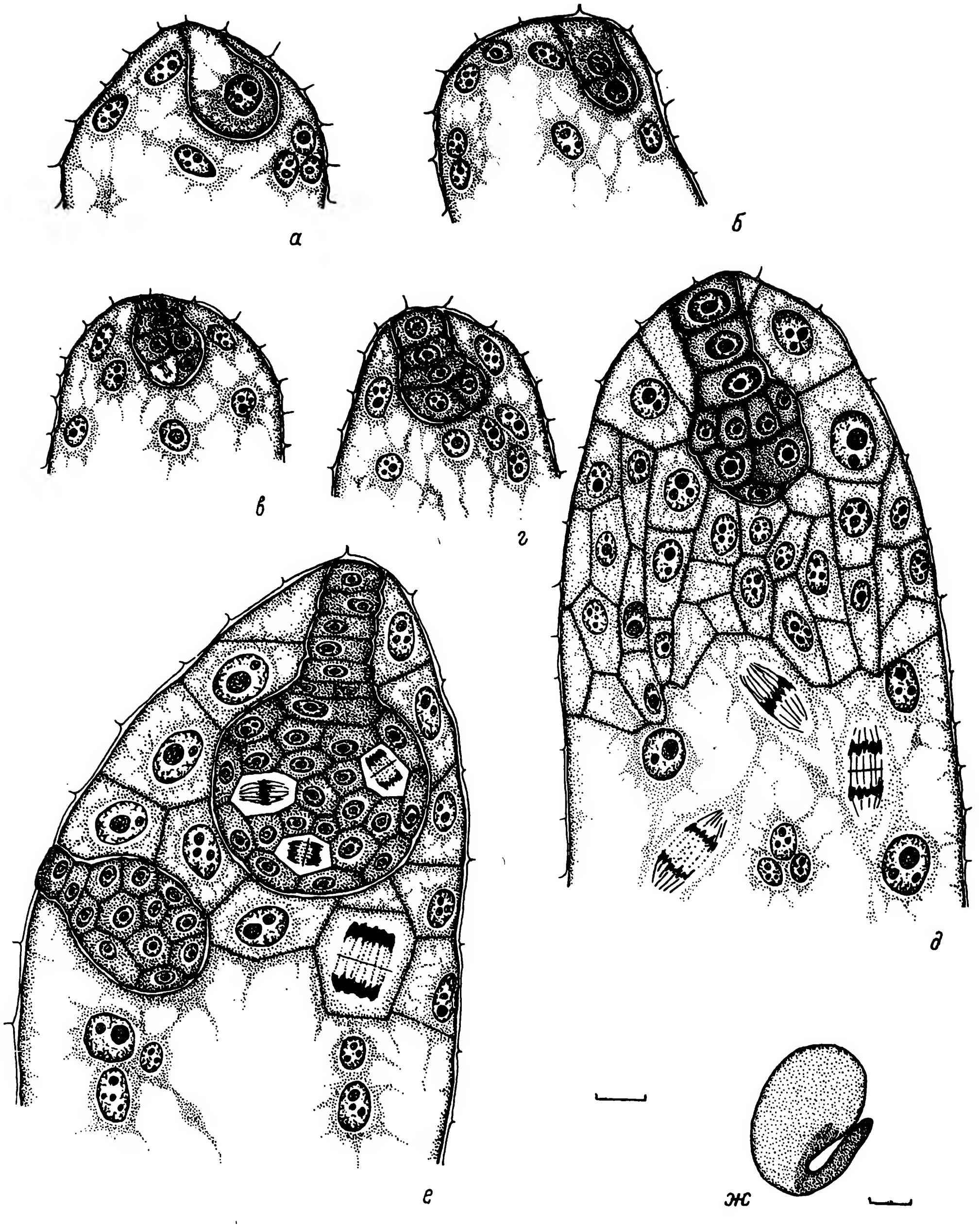


Рис. 7. Эндоспермо- и эмбриогенез (*а—е*), схема зрелого зародыша (*ж*).
Масштабная линейка: *а—е* — 10 мкм; *ж* — 2.5 мм.

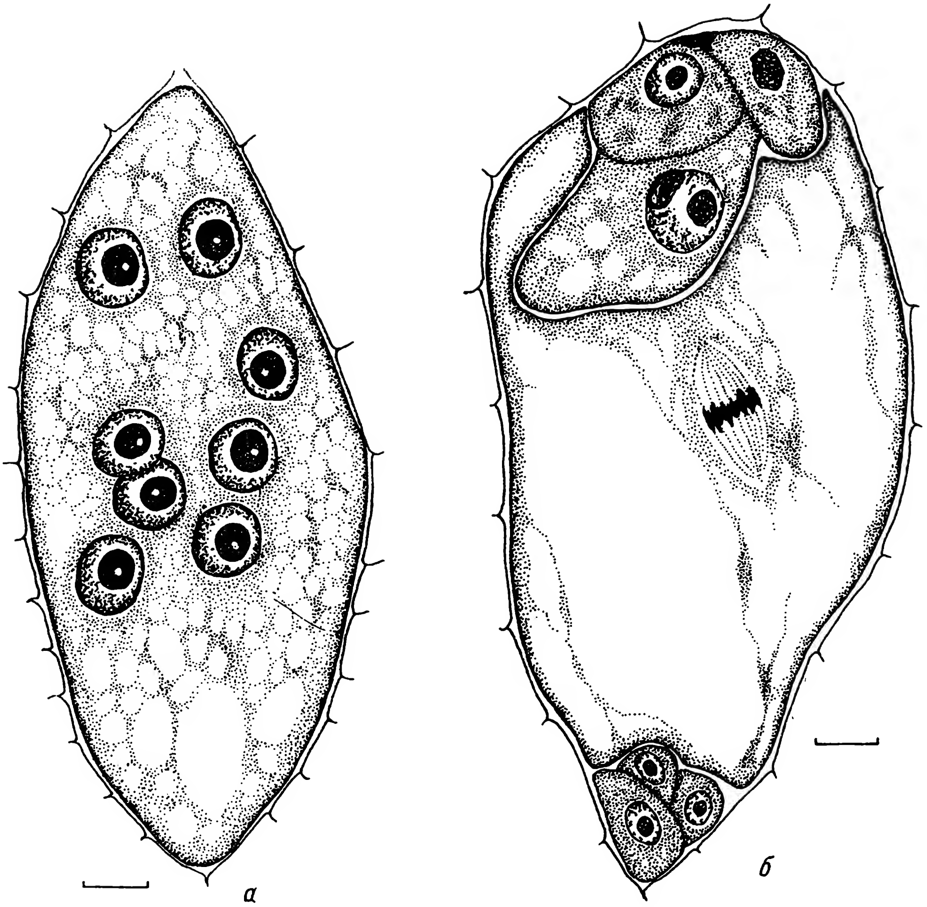


Рис. 8. Некоторые отклонения от нормы протекания эмбриологических процессов.

а — формирование многоядерной структуры в зародышевом мешке; *б* — нетипичная форма яйцеклетки во время слияния гамет; *в* — отсутствие тройного слияния и наличие дополнительной пыльцевой трубки. Масштабная линейка — 10 мкм.

Производные базальной клетки также делятся поперечно, образуя суспензор (рис. 7).

Зрелый зародыш фисташки изогнутый, дифференцирован на семядоли, корешок и почечку (рис. 7, *ж*). Семядоли бывают рассечены. Хлороэмбриофит. Имели место случаи развития дополнительных зародышей скорее всего нуцеллярного типа (рис. 7, *е*).

Таким образом, по основным эмбриологическим признакам вид *P. mutica* сходен с другими представителями *Anacardiaceae*, однако имеются и некоторые различия. Например, у *P. mutica*, так же как у *P. vera* и *Rhus cociaria* (Alimova, Zhinkina, 1990), семяпочка крассинуцеллятная и анатропная, но имеется очень длинный изогнутый фуникулус с обтуратором; на поздних этапах семяпочка закручивается и становится цирцинотропной. По данным Е. С. Александровского и Т. Н. Наумовой (1985), у *P. vera*, как и у *Rhus coriaria* (Alimova, Zhinkina, 1990), семяпочка двупокровная, а у *P. mutica* мы только один раз наблюдали сформированный второй интегумент и несколько раз — незначительное расщепление верхушки единственного интегумента.

Следует обратить особое внимание на то, что описанные выше нормальные процессы формирования репродуктивных структур у *P. mutica* в Крыму

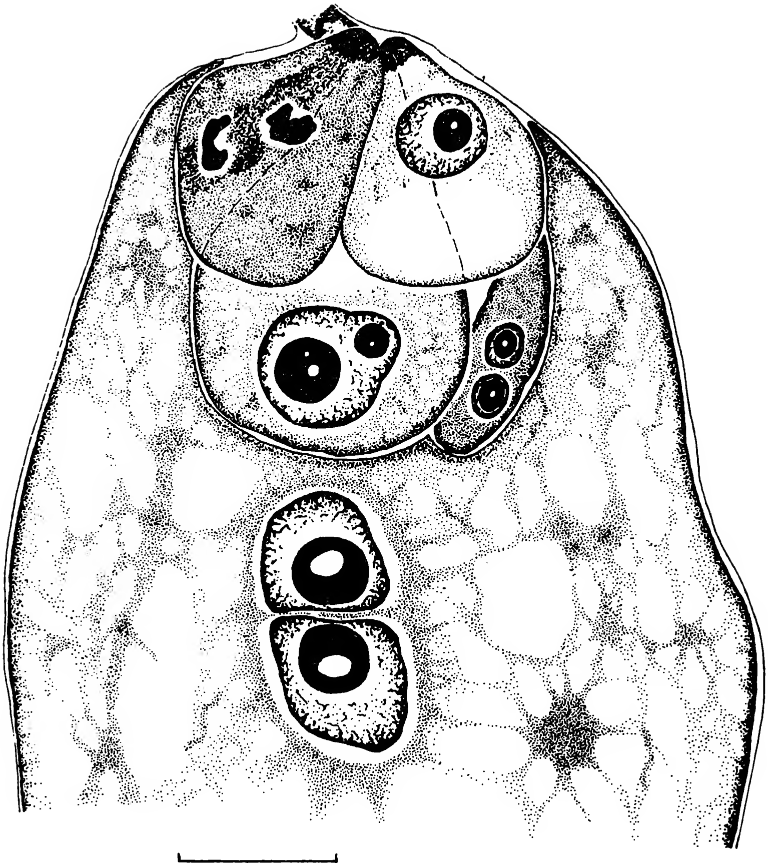


Рис. 8 (*продолжение*).

наблюдаются далеко не всегда. Довольно часто бывают отклонения в формировании пыльцевых зерен (рис. 2, *к*) и зародышевых мешков (рис. 8, *а*) при оплодотворении и эмбриогенезе (рис. 8, *б, в*). Процесс оплодотворения может отсутствовать совсем (вероятно, в силу неодновременного цветения мужских и женских особей и цветков); может наступить дегенерация зародыша на ранних этапах эмбриогенеза. И если для лесообразующих пород Средней Азии, по сведениям Александровского (Alexandrovsky, 1990), это является основной причиной низкой продуктивности, то главная причина пустосемянности *P. mutica* в Крыму — повреждение семян фисташковым семеедом Megastigmus pistaciae Wilk (Васильева, 1989; Шевченко, Васильева, 1990, 1991). Его личинки, развиваясь внутри плода, съедают зародыш полностью или частично. Пустые плоды легко отличить от здоровых — они розовеют или желтеют, а здоровые плоды окрашены в бирюзовый цвет. Испытанные разные способы защиты плодов фисташки от семееда показали, что лучшие результаты можно получить, используя экологически чистый метод — изоляцию ветвей с плодами семенных растений с помощью бязевых мешков в конце июня на период лёта вредителей (июль—сентябрь). Этот метод дает возможность получать до 80% здоровых выполненных семян и может быть рекомендован для улучшения воспроизведения фисташки туполистной в Крыму.

Таким образом, сравнительное эмбриологическое исследование показало, что процессы формирования репродуктивной сферы (развитие пыльника и семяпочки, мужских и женских гамет, опыление, оплодотворение, эндоспермо- и эмбриогенез) у фисташки туполистной в Крыму проходят в целом так же, как и у других видов фисташки. Отмечены различия только в некоторых частностях. Слабое естественное возобновление *P. mutica* в Крыму является результатом низкой семенной продуктивности, которая обусловлена: 1) частым нарушением или отсутствием оплодотворения; 2) гибелью зародышей на ранних этапах эмбриогенеза; 3) сильным повреждением нормально развивающихся семян фисташковым семеедом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александровский Е. С., Наумова Т. Н. Семейство *Anacardiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1985. С. 166—173.

Васильева Е. А. Фисташковый семеед в Крыму // Защита растений в ботанических садах и сохранение экологического равновесия. Тез. докл. Саласпилс, 1989. С. 34—35.

Кордюм Е. Л., Глущенко Г. И. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев, 1976. 199 с.

Литвак А. И. Люминесцентная макро- и микроскопия в исследованиях плодовых культур и винограда. Кишинев, 1978. 111 с.

Николяи Л. В., Александровский Е. С. Халазогамия у *Juglans regia* L. и *Pistacia vera* L. // Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза. Матер. VIII Всесоюз. совещ. по эмбриологии растений. Ташкент, 1983. С. 101—102.

Шевченко С. В., Васильева Е. А. К вопросу о сохранении *Pistacia mutica* F. et M. в Крыму // Тез. докл. Республ. науч. конф. Донецк, 1990. С. 96.

Шевченко С. В., Васильева Е. А. Особенности воспроизведения *Pistacia mutica* в Крыму // Тр. Никитского бот. сада. 1991. Т. 110. С. 31—43.

Шевченко С. В., Чеботарь А. А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea* L.) // Там же. С. 18—31.

Щипанова И. А. К биологии фисташки *Pistacia mutica* Fisch. et Mey. // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 8. С. 1063—1069.

Alexandrovsky E. S. Embryology of some forestforming species in Middle Asia region in view of seed growing // Abstracts of the parers and posters, presented at the XI Int. symp. «Embryology and seed reproduction». USSR, Leningrad, 1990. P. 154.

Alimova G. K., Zhinkina N. A. Morphological and embryological studies in *Rhus coriaria* // Там же. P. 9.

Copeland H. F. Observation on the reproduction of *Anacardium occidentale* // Phytomorphology. 1961. Vol. 27. N 10. P. 932—939.

Grundwag M. Embryology and fruit development in four species of *Pistacia* L. (*Anacardiaceae*) // Bot. J. Linn. 1976. Vol. 73. N 4-6. P. 355—370.

Никитский ботанический сад
Крым, Ялта

Получено 12 VII 1992

SUMMARY

The embryological characteristic of *Pistacia mutica* included in the Ucrainian Red Book is presented in view of clearing up the reasons of its poor seed reproduction in the Crimea. The genesis of the stamen and ovule, male and female generative spheres are studied. The structure changes of the embryo sac before and during fertilization as well as endospermo- and embryogenesis are described.

УДК 582.29 : 581.9(575+517)

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 4

Н. С. Голубкова

GYPSOPLACA MACROPHYLLA (*GYPSOPLACACEAE, LICHENES*) ВО ФЛОРЕ СРЕДНЕЙ АЗИИ И МОНГОЛИИ

N. S. GOLUBKOVA. *GYPSOPLACA MACROPHYLLA* (*GYPSOPLACACEAE, LICHENES*) IN MIDDLE ASIAN AND MONGOLIAN FLORAS

Приведены данные о распространении на территории Средней Азии и Монголии представителя редкого монотипного рода *Gypsoplaca* — *G. macrophylla.* Вид *Squamarina pamirica* включен в число синонимов этого вида.

Монотипный род *Gypsoplaca* Timdal, как и монотипное сем. *Gypsoplacaceae* Timdal, описан норвежским ученым E. Timdal (1990). Базионимом для описания рода *Gypsoplaca* послужил вид *Lecidea macrophylla* Zahlbr., описанный A. Zahlbruckner (1930) на основании образцов, собранных в Китае на территории северо-западной Юньнани. Zahlbruckner отнес *L. macrophylla* к секции *Psora* из-за чешуйчатого таллома. Однако G. Schneider (1980) при ревизии рода *Psora* не включил *L. macrophylla* в этот род. По свидетельству Schneider, *L. macrophylla* отличается от представителей рода *Psora* строением верхнего корового слоя и слоя водорослей, а также особенностями строения сумок и парафиз. Изучение довольно обширного материала этого лишайника из различных районов земного шара (Китай, Северная Америка, Гренландия) позволило Timdal (1990) не только выявить новые особенности в строении этого вида, но и установить особый тип онтогенеза аскокарпа, до сих пор не известный у лишайников. В частности, он характеризуется не отграниченными от таллома аскокарпами, парафизами и аскогенными гифами, растущими в верхнем коровом слое и трансформирующимися в гимений. Полученные данные послужили основой для описания не только нового рода лишайников — *Gypsoplaca*, но и нового семейства — *Gypsoplacaceae.*

По данным Timdal (1990), ареал *Gypsoplaca macrophylla* охватывает Китай (провинции Ганьсу, Сычуань, Юньнань), Северную Америку (США: Аляска, Колорадо; Канада: Северные Территории, Юкон), северо-восток Гренландии. По свидетельству М. П. Журбенко, этот лишайник в 1992 г. был собран им и E. Timdal на территории России, в Восточной Сибири, в районе р. Индигирки.

Изучение индигиркских образцов, любезно предоставленных нам М. П. Журбенко, а также литературных данных (Timdal, 1984, 1990) убедило меня в том, что они идентичны с образцами *Squamarina pamirica* Golubk. Этот чешуйчатый напочвенный лишайник был описан мною в 1971 г. (Голубкова, 1971) по образцам, собранным в 1965 г. в высокогорных пустынях Восточного Памира (Таджикистан). Как отмечалось в вышеупомянутой статье, *S. pamirica* является широко распространенным лишайником в условиях холодных высокогорных пустынь Восточного Памира. Его чешуйчатые талломы, сливаясь, образуют на почве довольно заметные красновато-коричневые пятна. Особенно обильно он растет у основания валунов и в щелях валунов и скал.

При описании *S. pamirica* подчеркивались особенности развития и строения апотециев: их образование начинается с появления красновато-коричневого бугорка, слабо отличимого и почти не отграниченного от таллома. Несколько таких апотециев, разрастаясь, сливаются и покрывают всю поверхность чешуйки, образуя сплошной гимениальный слой. На анатомических срезах хорошо видно, что гимений расположен почти на уровне корового слоя и гифы эксципула апотециев сливаются с гифами корового слоя так, что граница между плодовым телом и талломом становится неотчетливой.

Из-за этих особенностей мне не совсем ясно представлялось систематическое положение этого лишайника. Однако такие признаки, как чешуйчатое слоевище, ризоидальные тяжи (Squamarina-типа), строение корового слоя, наличие хорошо развитого водорослевого слоя под гипотецием, позволили отнести этот лишайник к роду *Squamarina*. Помимо Восточного Памира (Таджикистан) (Голубкова, 1971, 1973; Бредкина, Голубкова, 1977) впоследствии вид *S. pamirica* был найден в Кыргызстане, на Центральном Тянь-Шане (Бредкина, 1979, 1981; Байбулатова, 1989), в Монголии (Цогт, 1976; Cogt, 1979; Голубкова, 1981).

В настоящее время в ходе изучения гербарных материалов и литературных данных я пришла к выводу, что вид *S. pamirica* Golubk. следует включить в число синонимов *Gypsoplaca macrophylla* (Zahlbr.) Timdal.

Далее приведены данные о распространении *G. macrophylla* в Средней Азии, значительно расширяющие наши представления об ареале и экологии этого вида.

Gypsoplaca macrophylla (Zahlbr.) Timdal, 1990, Biblioth. Lichenol. 38 : 424. — *Lecidea macrophylla* Zahlbr. 1930, Symb. Sinicae, 3 : 110. — *Lecidea ochrorufa* Magn. 1940, Lich. Centr. Asia, 1 : 57. — *Squamarina pamirica* Golubk. 1971, Нов. сист. низш. раст. 8 : 239.

Средняя Азия. Таджикистан, Восточный Памир: Мургабский р-н, долина р. Чечекта, высокогорная холодная каменистая пустыня, высота 3865 м над ур. м., на почве у основания валуна, № 121, 122, Н. Голубкова; там же, юго-восточная часть Памира, долина р. Аксу, 4100 м над ур. м., на почве в ассоциации Artemisia rhodantha + Ceratoides papposa, VIII 1967, Н. Голубкова, Л. Бредкина. **Кыргызстан**, Центральный Тянь-Шань: южный макросклон хр. Джумголтау, долина р. Джумгол, в 3 км к востоку от с. Тугельсай, 1900 м над ур. м., в полынно-злаковой ассоциации, на почве, 7 VII 1970, Л. Бредкина; там же, западные отроги хр. Терскей Алатау, в 7 км к северу от с. Сарыбулак, 2300 м над ур. м., ассоциация разнотравно-ковыльно-полынная, на почве, 18 VII 1970, № 586—588, Л. Бредкина; там же, юго-западные отроги хр. Нура, в 24 км к северу от г. Нарын, 2100 м над ур. м., склон, ассоциация караганово-полынно-ковыльная, на почве, 10—18 VII 1970, № 584, 587, 588, Л. Бредкина; долина р. Сары-Джаз, верховья, 2800—3400 м над ур. м., кобрезиевые луга, на почве, Н. Байбулатова; там же, верховья р. Каинды (левый приток р. Сары-Джаз), 2900—3300 м над ур. м., кобрезиевый луг, Н. Байбулатова; там же, левый борт долины р. Теректы (правый приток р. Сыры-Джаз), 2400—2600 м над ур. м., щебнистая пустыня, Н. Байбулатова.

Монголия. Западное Прихубсугулье, Дархатская котловина, межгорная долина в 3 км к югу от берега оз. Дод-Нур, у вершины сопки, 1600 м над ур. м., 6 VIII 1972, № 760, 761, У. Цогт; Джунгарская Гоби, долина р. Бадончингол, горный склон, 1600 м над ур. м., 30 VI 1973, Н. Голубкова, У. Цогт.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байбулатова Н. Э. Закономерности распределения лишайников в бассейне реки Сары-Джаз (Центральный Тянь-Шань) // Нов. сист. низш. раст. 1989. Т. 26. С. 105—109.

Бредкина Л. И. Лишайники Кочкорского и Нарынского районов Центрального Тянь-Шаня // Нов. сист. низш. раст. 1979. Т. 16. С. 115—127.

Бредкина Л. И. К познанию лишайников Центрального Тянь-Шаня // Нов. сист. низш. раст. 1981. Т. 18. С. 138—140.

Бредкина Л. И., Голубкова Н. С. Синузии эпигейных лишайников Восточного Памира // Нов. сист. низш. раст. 1977. Т. 14. С. 163—172.

Голубкова Н. С. Новые и интересные виды лишайников холодных пустынь Восточного Памира // Нов. сист. низш. раст. 1971. Т. 8. С. 231—243.

Голубкова Н. С. Первый систематический список лишайников Восточного Памира // Нов. сист. низш. раст. 1973. Т. 10. С. 200—206.

Голубкова Н. С. Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л., 1981. 200 с.

Цогт У. Напочвенные лишайники района Прихубсугулья // Структура и динамика основных экосистем МНР. Л., 1976. С. 17—34.

Cogt U. Bodenflechten der Mongolischen Volksrepublik // Feddes Repert. 1979. Bd 90. H. 7-8. S. 421—440.

Schneider G. Die Flechtengattung *Psora* sensu Zahlbruckner // Biblioth. lichenol. 1980. T. 13. P. 1—291.

Timdal E. The limitation of *Psora* (*Lecideaceae*) and related genera with notes on some species // Nord. J. Bot. 1984. Vol. 4. P. 525—540.

Timdal E. *Gypsoplacaceae* and *Gypsoplaca*, a new family and genus of squamiform lichens // Biblioth. lichenol. 1990. T. 38. P. 419—427.

Zahlbruckner A. Lichenes // Symbolae Sinicae. III Teil. Wien, 1930. 254 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 XI 1993

SUMMARY

The information about the distribution of the rare species *Gypsoplaca macrophylla* (of monotypical genus *Gypsoplaca*) in Middle Asia and Mongolia is presented. *Squamarina pamirica* is considered as one of the synonims of this species.

УДК 582.32(470.43)

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 4

А. Н. Мордвинов

БРИОФЛОРА ЖИГУЛЕВСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

A. N. MORDVINOV. THE BRYOFLORA OF ZHIGULYOVSKY RESERVE

Приведен список мохообразных, включающий в себя 139 видов. Даны таксономическая, эколого-ценотическая и географическая характеристики бриофлоры.

Жигулевский заповедник расположен в северной части Самарской Луки — полуострова, образованного глубоким изгибом Волги в ее среднем течении от с. Усолья до г. Сызрани. В широтном направлении он простирается на 30, в долготном — на 13 км, занимая площадь 23.14 тыс. га. Природный комплекс заповедника обладает рядом уникальных черт, которые обусловлены особенностями происходивших здесь геолого-геоморфологических процессов и историей формирования растительности.

Основная часть территории занята плато, максимальные отметки которого не превышают 375 м над ур. м. Северная часть плато сильно расчленена каньонообразными крутопадающими долинами и имеет вид горного района. Здесь расположены Жигулевские горы, сложенные карбонатными породами (доломитами и известняками) верхнего карбона и перми, которые в южном направлении сменяются глинами и песками юры. Геологическое строение обусловило развитие карста, безводность склонов и долин массива (Обедиентова, 1986).

Территория заповедника характеризуется умеренно континентальным климатом со среднемесячными температурами января —12.3 и июля +20.4 °С. Годовое количество осадков 500 мм. В растительном покрове господствуют леса, занимающие 93.7% общей площади. Наиболее крутые склоны и гряды гор заняты сосняками с остепненным травяным покровом, чередующимися с участками каменистых степей. Ниже по склонам и на плато произрастают широколиственные леса (Кудинов, 1989).

Специальные исследования, посвященные изучению флоры мохообразных заповедника, до последнего времени не проводились. Имеющиеся сведения основаны главным образом на материалах геоботанических исследований и касаются обычных, часто встречающихся видов. Наиболее полные данные содержатся в статье А. П. Пономарева (1913). В ней приводится 41 вид листостебельных мхов для территории, которая в настоящее время входит в состав заповедника. Готовящийся к публикации «Список видов мохообразных Жигулевского заповедника, собранных Е. А. Мальгиной, З. П. Губониной, А. М. Семеновой-Тян-Шанской в 1945 г. и определенных З. Н. Смирновой», который сотрудник заповедника С. В. Саксонов предоставил нам для редактирования, дополняет список А. П. Пономарева еще 18 видами. В нем приводятся редкие для центральной части Приволжской возвышенности *Tortella fragilis* и *Hylocomium pyrenaicum*, сборы которых нам пока повторить не удалось.

Изучение флоры мхов заповедника нами проводилось в августе 1988 г. и в июле 1990 г. Маршрутными исследованиями были охвачены все типы растительности исследуемого района. На основании собственных сборов, литературных данных, а также коллекции сотрудника заповедника Н. И. Костылевой выявлено 139 видов. Мохообразные представлены 10 видами печеночников из 8 семейств, 9 родов и 129 видами листостебельных мхов, относящимися к 24 семействам и 61 роду. В приводимом списке (см. таблицу) виды печеночных мхов расположены согласно работам Р. Н. Шлякова (1976, 1979, 1980, 1981, 1982), виды листостебельных мхов — по «Мхам Европы...» (Corley et al., 1981).

По видовому богатству выделяются следующие 12 ведущих семейств: *Pottiaceae* и *Amblystegiaceae* (по 17 видов), *Brachytheciaceae* (14), *Hypnaceae* (12), *Dicranaceae* (10), *Bryaceae* (9), *Mniaceae* (7), *Thuidiaceae* (6), *Sphagnaceae* (5), *Polytrichaceae, Orthotrichaceae, Leskeaceae* (по 4); по 3 вида имеют 3 семейства, по 2 — 4, по 1 виду — 13 семейств. Ведущие семейства объединяют 109 видов, что составляет 78.4% бриофлоры. Наиболее крупные роды (10) — *Brachythecium* (11 видов), *Sphagnum, Tortula, Bryum, Amblystegium* (по 5), *Didymodon, Plagiomnium, Orthotrichum, Campylium, Hypnum* (по 4) — объединяют 51 вид, или 36.5%.

Эколого-ценотическое распределение мохообразных на территории заповедника таково: в лесных сообществах отмечено 106 видов, на участках каменистых степей — 33, в луговых сообществах — 10, в руслах временных водотоков, на берегах ручьев и озер — 23, на озерах — 16.

Наибольшим видовым богатством характеризуются широколиственные леса (89 видов), значительно беднее флора мхов горных остепненных сосняков (25) и небольших массивов мшистых сосняков, которые произрастают на о-ве Середыш (28). В лесных сообществах напочвенные мхи (54 вида) не формируют сколько-нибудь значительных покрытий, а встречаются главным образом на участках, более или менее свободных от травяного покрова, — по склонам промоин и ям, обочинам лесных дорог, а также возле стволов деревьев. Исключение составляют мшистые сосняки, где *Pleurozium schreberi* совместно с *Dicranum polysetum* формируют хорошо выраженный моховой ярус. На опушках и полянах остепненных сосняков обычны *Thuidium abietinum* и *Tortula ruralis*, которые часто образуют обширные дерновинки.

Эпилитная флора лесов лишь незначительно уступает напочвенной, в ней насчитывается 53 вида. Ее состав меняется в зависимости от условий увлажнения и освещения. На относительно сухих и слабозатененных известняках и доломитах произрастают *Schistidium apocarpum, Bryum caespiticium* и др.; на затененных — виды рода *Anomodon, Didymodon rigidulus, Tortula*

Список мохообразных Жигулевского заповедника

Виды	Местообитания	Субстрат	Экологическая группа	Наличие спорогонов	Встречаемость
Pellia endiviifolia (Dicks.) Dum.	7	н	III, Ca	—	al
Ptilidium pulcherrimum (Web.) Hampe	2, 3	д, г	II	—	hr
Lophocolea heterophylla (Schrad.) Dum.	2, 3	п, г	II	+	hr
L. minor (Raddi) Nees	2, 3	д, г, н	II	+	hr
Chiloscyphus pallescens (Hoffm.) Dum.	7	н	III	—	r
Radula complanata (L.) Dum.	3	к, д	I—II	—	fq
Mannia fragrans (Bald.) Frye et Clark	5	м, п	I, Ca	+	hr
Conocephalum conicum (L.) Dum.	7	к, н	II—III	+	al
Marchantia polymorpha L.	3, 7	м, п, к	II—III	+	al
Riccia fluitans L.	7, 8	п, н, в	III—IV	—	r
Sphagnum centrale C. Jens.	8	с	III	—	r
S. squarrosum Crome	8	с	III	—	r
S. capilifolium (Ehrh.) Hedw.	8	с	III	—	r
S. cuspidatum Ehrh. ex Hoffm.	8	с	III	—	r
S. riparium Aongstr.	8	с	III	—	r
Polytrichum piliferum Hedw.	2, 3	п	I—II	+	hr
P. juniperinum Hedw.	2, 3	п	I—II	+	hr
P. strictum Brid.	8	с	III	—	r
Atrichum undulatum (Hedw.) P. Beauv.	3	м, н	II	+	al
Fissidens bryoides Hedw.	3	п, н	II	+	al
F. taxifolius Hedw.	3	п, д, н	II	—	al
Dicranum polysetum Sw.	1, 2	п, д, г	II	+	fq
D. scoparium Hedw.	1, 2, 3	п, д, г	II	—	fq
D. montanum Hedw.	1, 2, 3	к, д, г	I—II	—	fq
Dicranella crispa (Hedw.) Schimp.	4	н	II—III	—	r
D. varia (Hedw.) Schimp.	4	п, н	II—III	+	al
D. heteromalla (Hedw.) Schimp.	4	н	II—III	—	r
Dichodontium pellucidum (Hedw.) Schimp.	3	к	III, Ca	—	r
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	1—7	м, п, к, д, г, н	I—II	+	fq
Ditrichum flexicaule (Schwaegr.) Hampe	1, 5	м, п, к	I, Ca	—	hr
Distichium capillaceum (Hedw.) D. S. G.	3	к	II, Ca	—	r
Encalypta vulgaris Hedw.	5	м, п, к	I, Ca	+	hr
E. spathulata C. Müll.	1	м	I—II, Ca	+	r
E. streptocarpa Hedw.	5	м, к	I—II, Ca	+	al
Tortula ruralis (Hedw.) Gaertn., Meyer et Scherb.	5	м, п, к	I	—	fq
T. caninervis (Mitt.) Broth.	5	м, п, к	I	—	al
T. mucronifolia Schwaegr.	3	н	II	+	r
T. muralis Hedw.	3	к	I	+	r
T. obtusifolia (Schwaegr.) Math.	3	к	II, Ca	+	r
Pterygoneurum ovatum (Hedw.) Dix.	5	к	I	+	r
Pottia truncata (Hedw.) B. S. G.	6	н	II	+	r
Phascum cuspidatum Hedw.	5	п	I—II	+	r
Barbula unguiculata Hedw.	3, 5, 6	м, п	II	+	al
Didymodon acutus (Brid.) K. Saito	5	к	I	—	r
D. rigidulus Hedw.	1, 3, 5, 6	м, к	I—II	+	hr
D. fallax (Hedw.) Zander	3, 5	п, н	II—III, Ca	+	hr
D. ferrugineus (Schimp. ex Besch.) M. Hill	3	м	II, Ca	—	r
Bryoerythrophyllum recurvirostrum (Hedw.) Chen	5	м, к	I—II	+	fq
Tortella tortuosa (Hedw.) Limpr.	5	п, к	I, Ca	—	al
T. fragilis (Drum.) Limpr.			II—III, Ca		r
T. inclinata (Hedw.) Limpr.	5	м, п	I—II, Ca	—	al
Schistidium apocarpum (Hedw.) B. S. G.	1, 3, 5	к	I	+	fq
Grimmia anodon B. S. G.	5	к	I, Ca	+	r
Seligeria campylopoda Kindb.	3	к	II	+	r
Funaria hygrometrica Hedw.	3, 4, 6	м, п, н	II—III	+	fq
F. muhlenbergii Turn.	5	к	I, Ca	+	r
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils.	1, 2, 3	п, к, н	II—III	+	hr

Продолжение таблицы

Виды	Местообитания	Субстрат	Экологическая группа	Наличие спорогонов	Встречаемость
Pohlia cruda (Hedw.) Lindb.	3	м, к	II	+	al
P. nutans (Hedw.) Lindb.	1, 2, 3, 4, 7	м, п, к, г	II	+	fq
Bryum capillare Hedw.	1, 3	к	I—II	+	al
B. creberrimum Tayl.	7	п	II—III	+	r
B. pallescens Schleich. ex Schwaegr.	5, 7, 8	м, п, к, с	I—III	+	al
B. caespiticium Hedw.	1, 2, 3, 5	п, к, д, н	I—II	+	hr
B. argenteum Hedw.	1, 3, 5	м, п, к	I—II	+	hr
Rhodobruym roseum (Hedw.) Limpr.	2	п	II	—	r
Mnium marginatum (With.) P. Beauv	3, 7	м, к	II—III	+	al
M. stellare Hedw.	3	м, п, д	II	—	hr
Rhizomnium punctatum (Hedw.) T. Kop.	3, 7	к, г	II—III	—	al
Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T. Kop.	2, 3	м, п, к, д, г	II	+	fq
P. medium (D. S. G.) T. Kop.	7	м	III	+	r
P. ellipticum (Brid.) T. Kop.	3	к	III	+	r
P. rostratum (Schrad.) T. Kop.	7	м	II—III	+	r
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.	8	с	III	—	r
Timmia bavarica Hessl.	3	м, к	II, Ca	+	al
Orthotrichum speciosum Nees	3	д	I—II	—	r
O. obtusifolium Brid.	3	д	I—II	+	r
O. anomalum Hedw.	3, 5	к	I—II	+	hr
O. pumilum Sw.	3	д	I—II	+	r
Climacium dendroides (Hedw.) Wed. et Mohr.	2	п	II—III	—	al
Leucodon sciuroides (Hedw.) Schwaegr	3, 5	д, к	I—II	—	al
Neckera pennata Hedw.	3	д	II	—	r
Homalia trichomonoides (Hedw.) Brid.	3	д	II	—	r
Leskea polycarpa Hedw.	4, 7	к, д	II	+	al
Pseudoleskeella nervosa (Brid.) Nyh.	3	к, д, г	I—II	—	fq
P. catenulata (Schrad.) Kindb.	3	к	I—II	—	r
P. tectorum (Brid.) Kindb. ex Broth.	1, 3, 5	к, г	I—II	—	hr
Anomodon longifolius (Brid.) Hartm.	3, 5	к, д	I—II	—	hr
A. attenuatus Hedw.	3	к	I—II	—	r
A. viticulosus (Hedw.) Hook. et Tayl.	3	м, к	I—II	—	hr
Thuidium abietinum (Hedw.) B. S. G.	1, 2, 3, 5, 6	п, к, д, г	I—II	—	fq
T. recognitum (Hedw.) Lindb.	2	п	II	—	al
Helodium blandowii (Wed. et Mohr) Warnst.	8	с	III	—	r
Cratoneuron commutatum (Hedw.) G. Roth	8	с	III	—	r
C. filicinum (Hedw.) Spruce	7	к	III	—	r
Campylium stellatum (Hedw.) J. Lange et C. Jens.	8	с	III	—	r
C. chrysophyllum (Brid.) J. Lange	3, 6	п	II, Ca	—	r
C. polygamum (B. S. G.) J. Lange et C. Jens.	8	с	III	—	r
C. sommerfeltii (Myr.) J. Lange	1, 2, 3, 4	м, к, г	II	+	fq
Amblystegium serpens (Hedw.) B. S. G.	2, 3	м, п, д, г	II	+	hr
A. varium (Hedw.) Lindb.	3	к, д, г	II	+	al
A. humile (P. Beauv.) Crundw.	3	г	III	+	r
A. riparium (Hedw.) B. S. G.	6, 7	п, к, д	III	+	al
A. subtile (Hedw.) B. S. G.	3	д	I—II	+	al
Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst.	3, 4, 6, 7, 8	м, п, с	III	—	al
D. exannulatus (B. S. G.) Warnst.	8	в	IV	—	r
D. uncinatus (Hedw.) Warnst.	1, 2, 3	п, д, г	II	+	fq
Hygrohypnum luridum (Hedw.) Jenn.	4, 7	к	III	+	al
Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb.	7	п	III	+	r
Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske	8	с	III	—	r
Homalothecium sericeum (Hedw.) B. S. G.	3, 5	п, к	I—II, Ca	—	hr
Brachythecium albicans (Hedw.) B. S. G.	1, 3, 5	п, к	I—II	—	al

Виды	Местообитания	Субстрат	Экологическая группа	Наличие спорогонов	Встречаемость
Brachythecium glareosum (Spruce) B. S. G.	3	м, к	II	+	r
B. salebrosum (Wed. et Mohr) B. S. G.	1, 2, 3, 4, 6	п, к, д, г, н	II	+	fq
B. mildeanum (Schimp.) Schimp. ex Milde	3, 4, 6, 7	п, к	II—III	+	al
B. campestre (C. Müll.) B. S. G.	1, 3, 5	м, п, к	II	+	al
B. rivulare B. S. G.	3, 7	п, к, г	II—III	—	al
B. starkei (Brid.) B. S. G.	2, 3	п	II	+	r
B. curtum (Lindb.) J. Lange et C. Jens.	2	п	II	+	r
B. reflexum (Starke) B. S. G.	3	д	II	+	al
B. velutinum (Hedw.) B. S. G.	1, 2, 3	п, к, д, г	II	+	hr
B. populeum (Hedw.) B. S. G.	3	к	II	—	al
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn.	3	м, п, д	II	—	hr
E. hians (Hedw.) Sande Lac.	3, 4, 7	м, п, к, д, г	II—III	+	hr
Plagiothecium denticulatum (Hedw.) B. S. G.	3	м	II	+	r
P. laetum B. S. G.	3	м, д	II	+	al
P. succulentum (Wils.) Lindb.	3	д	II	—	r
Callicladium haldanianum (Grev.) Crum	2, 3	п, д, г	II	+	al
Pylaisia polyantha (Hedw.) Schimp.	1, 2, 3, 4	к, д, г	I—II	+	fq
Platygyrium repens (Brid.) B. S. G.	1, 3	д, г	I—II	+	al
Homomallium incurvatum (Brid.) Loeske	3	к	I—II	+	al
Hypnum pallescens (Hedw.) P. Beauv.	1, 2, 3, 4	п, к, д, г	I—II	+	fq
H. vaucheri Lesq.	3, 5	м, п, к	I—II, Ca	—	hr
H. cupressiforme Hedw.	3	к	I—II	—	r
H. lindbergii Mitt.	3, 4, 6, 7	п, к	II—III	—	al
Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not.	2	п	II	+	r
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.	2, 3	п	II	—	al
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	1, 2, 3	п, д, г	II	+	al
Hylocomium pyrenaicum (Spruce) Lindb.			II—III		r
H. splendens (Hedw.) B. S. G.	1, 2	п	II	—	al

Примечание. Местообитания: 1 — остепненные горные сосняки, 2 — мшистые сосняки, 3 — широколиственные леса, 4 — пойменные сосняки и осокорники, 5 — каменистые степи, 6 — луга, 7 — илисто-каменистые русла временных водотоков, берега ручьев и озер, 8 — озера. Субстраты: м — мелкозем, п — первичные почвы, к — скально-каменистые субстраты, д — стволы и ветви деревьев, г — гниющая древесина, н — участки с нарушенным почвенным покровом, с — сплавина, в — вода. Экологические типы: I — виды относительно сухих местообитаний; II — виды умеренно влажных местообитаний; III — виды переувлажненных местообитаний; IV — виды, произрастающие в воде; Ca — облигатные или почти облигатные кальцефилы. Встречаемость видов: r — редко (1—2 местонахождения), al — изредка (3—6), hr — нередко (7—12), fq — часто (более 12).

obtusifolia и др.; на затененных сырых — *Dichodontium pellucidum, Conocephalum conicum.*

Мхов-эпифитов насчитывается 33 вида. Они поселяются преимущественно на выступающих корнях и комлевых частях деревьев, поднимаясь по стволу до высоты 30—35 см, значительно реже — до 50—60 см. Самые частые эпифиты — *Pseudoleskeella nervosa, Pylaisia polyantha, Hypnum pallescens.* На стволах сосен обычен *Dicranum montanum.*

В комплексе видов, поселяющихся на гниющей древесине, насчитывается 26 видов. Состав эпиксильных видов зависит от степени разложения древесины. На слабо и средне разложившемся колоднике обычны *Hypnum pallescens, Brachythecium salebrosum, Pylaisia polyantha, Ptilidium pulcherrimum*; на более разложившейся древесине — *Pohlia nutans, Lophocolea minor, L. heterophylla.*

Одной из наиболее примечательных особенностей Жигулей является распространение по склонам долин каменистых степей. Обладая слабой конкурентной способностью, мхи поселяются здесь главным образом на участках с разреженным травостоем, на поверхности камней и скальных выходов материнских пород. На почве обычны дерновинки *Thuidium abietinum, Tortula ruralis, Ceratodon purpureus, Bryum caespiticium, Hypnum vaucheri.* На скально-каменистых субстратах произрастают *Encalypta vulgaris, Schistidium apocarpum, Tortula caninervis, Hypnum vaucheri, Bryoerythrophyllum recurvirostrum* и др.

Совершенно своеобразна для территории заповедника, имеющей большую сухость почвенных субстратов из-за развития карста, флора небольших озер атмосферного питания, бóльшая часть которых сформировалась на месте старых карьеров. На одном из озер имеется сплавина, основу которой составляет древесный строительный мусор — бревна, доски, опилки. На ней были собраны все виды сфагновых мхов, отмеченные для территории заповедника, и некоторые виды болотного и лугового комплексов (см. таблицу).

Широкое распространение в исследуемом районе карбонатных пород определило наличие во флоре мхов кальцефильных видов. Облигатных или почти облигатных кальцефилов насчитывается 20 видов (14.4% видов флоры). Всего же на карбонатных субстратах нами было отмечено 63 вида (45.3%).

Таксономический состав и соотношение географических элементов флоры отражают географическое положение заповедника, а также роль отдельных типов растительных сообществ в формировании его растительного покрова. Значительное участие в сложении флоры семейств *Amblystegiaceae, Brachytheciaceae, Hypnaceae, Dicranaceae, Bryaceae, Mniaceae* определяется господством в растительном покрове лесных сообществ. Вместе с тем пограничное положение исследуемого района на стыке лесостепной и степной зон отразилось на видовом богатстве семейств *Pottiaceae* и *Encalyptaceae* (3 вида), присутствии во флоре ряда аридных видов (*Mannia fragrans, Encalypta vulgaris, E. streptocarpa, Tortula caninervis* и др.). В целом, исходя из соотношения географических элементов флоры (бореальные виды составляют 48.5% флоры, неморальные — 31, аридные — 14.5, арктоальпийские — 1.5, группа широко распространенных видов (космополитов) — 4.5%), бриофлору заповедника можно охарактеризовать как неморально-бореальную со значительным участием аридных видов.

Автор выражает глубокую благодарность Л. В. Бардунову, оказавшему помощь при определении мхов, и Н. И. Костылевой, любезно предоставившей для обработки свою коллекцию мхов заповедника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кудинов К. А. Жигулевский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. II / Под общ. ред. В. Е. Соколова, Е. Е. Сыроечковского. М., 1989. С. 207—233.

Обедиентова Г. В. Происхождение природы Жигулей // Изв. ВГО. 1986. Т. 118. Вып. 1. С. 49—58.

Пономарев А. П. К бриофлоре Сызранского уезда Симбирской губернии. Казань, 1913. 33 с.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи севера СССР. Л., 1976. Вып. 1. 90 с.; 1979. Вып. 2. 189 с.; 1980. Вып. 3. 190 с.; 1981. Вып. 4. 221 с.; 1982. Вып. 5. 196 с.

Corley M. F. V., Crundwell A. C., Düll R., Hill M. O., Smith A. J. E. Mosses of Europe and the Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature // J. Bryology. 1981. N 11. P. 609—689.

Сибирский институт
физиологии и биохимии
растений СО РАН
Иркутск

Получено 31 V 1991

SUMMARY

The reserve's bryoflora consists of 139 species among which 10 are liverworts and 129 leafy mosses. The main families are *Pottiaceae* (17 species), *Amblystegiaceae* (17) and *Brachytheciaceae* (14). Taxonomical, ecological-coenotic and geographical characteristics of bryoflora are presented. Substantial role of *Pottiaceae* and *Encalyptaceae* as well as the presense of some arid species (*Encalypta vulgaris, Tortula caninervis*, etc.) in the reserve bryoflora confirm its position at the boundary between forest-steppe and steppe zones. Bryoflora of the reserve as a whole is nemoral-boreal, with considerable participation of arid species.

УДК 581.14 : 582.912.3

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 4

А. П. Катомина

РИТМ ЗАЛОЖЕНИЯ И РОСТ ГОДИЧНЫХ ПОБЕГОВ ГРУШАНКОВЫХ (*PYROLACEAE*) В ТАЕЖНОЙ ЗОНЕ

A. P. KATOMINA. THE RHYTHM OF INITIATION AND GROWTH OF ANNUAL SHOOTS OF *PYROLACEAE* IN THE TAIGA ZONE

Исследованы особенности морфологического строения и ход формирования годичных побегов 5 видов грушанковых в условиях северной (Мурманская обл.) и южной (Ленинградская обл.) тайги. Отмечены явление миниатюризации в северной популяции и одинаковая структура годичных побегов в разных условиях. Выявлено, что заложение годичных побегов происходит на протяжении двух вегетационных сезонов, а скорость органообразовательных процессов одинакова в разных условиях. Показано, что в северной популяции общий период органогенеза короче за счет менее продолжительных пауз между периодами активного органообразования.

Ростовые процессы, как известно, осуществляются в две фазы — раннюю, когда преобладает формообразование (внутрипочечный рост: Серебряков, 1952), и позднюю, когда основным является видимый рост. Большая часть исследований роста растений касается второй фазы, хотя понятно, что внутрипочечный рост предшествует видимому и его обусловливает. До сих пор недостаточно внимания уделялось исследованию динамического аспекта формирования вегетативных побегов в разных систематических группах. Для выявления закономерностей изменения ритмов роста в эволюции исследователи, работающие в этом направлении, сопоставляют ход процессов заложения побегов у растений одного и того же рода или семейства, различающихся по экологии. Не менее интересным представляется сравнение динамики формирования побегов одного вида в разных условиях произрастания. Исследования подобного рода единичны и проведены на гипоарктических и арктоальпийских кустарничках (Шилова, 1967). Данных, касающихся бореальных травянистых растений, в литературе нет.

Представители сем. *Pyrolaceae* широко распространены и часто встречаются в таежной зоне. Все грушанковые — корневищные растения, произрастают в еловых, сосновых и смешанных лесах в виде небольших либо более или менее крупных куртин, иногда образующих почти сплошной ковер. Для этого небольшого по объему семейства характерно разнообразие жизненных форм — от вечнозеленых розеточных кустарничков до вечнозеленых многолетних трав. Грушанковые интересны тем, что начало весеннего развертывания почек у них по сравнению со многими другими таежными видами заметно задерживается. Цветение их происходит в середине лета, хотя по степени сформированности побегов будущего года в зимующих почках И. Г. Серебряков (1961) относит их к первой группе растений: осенью у них полностью сформирован побег следующего вегетационного периода, включая не только вегетативные органы, но также цветки или соцветия.

Цель данного исследования — сравнительное изучение морфологических особенностей строения годичных побегов 5 видов сем. *Pyrolaceae*, выявление ритма их формирования и роста в разных условиях таежной зоны.

Природные условия, материал и методика

Для получения сравнительных данных в 1991 г. собирали растения 5 видов грушанковых. 4 вида — *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Pyrola minor* L., *P. rotundifolia* L., *Orthilia secunda* (L.) House — собраны из 2 значительно удаленных друг от друга популяций в подзоне южной тайги (60° с. ш., Ленинградская обл.) и в подзоне северной тайги, в лесном поясе Хибин (67° с. ш., Мурманская обл.). Растения *Chimaphila umbelata* (L.) Nutt. собраны только в южнотаежной популяции, поскольку на Карельском перешейке проходит северная граница ареала этого вида.

В Ленинградской обл. продолжительность вегетационного сезона составляет 150—170 дней. Среднемесячная температура июля 15—17 °С. Годовое количество осадков достигает 550—850 мм, наибольшее их количество выпадает летом. Снег лежит 110—150 дней (Евтеева, Коронатова, 1973). Лето 1991 г. было несколько теплее обычного, среднемесячная температура июля составила 18.4 °С.

В лесном поясе Хибин вегетационный период продолжается 100—110 дней, что на 50—60 дней короче, чем в Ленинградской обл. Средняя многолетняя температура июля составляет 12.5 °С. Годовая сумма осадков 600—800 мм, около половины которых выпадает в твердом виде. Особенностью светового режима Хибин является непрерывный 1.5-месячный полярный день (Мишкин, 1953). Вегетационный период 1991 г. был прохладнее среднего многолетнего, среднемесячная температура июля составила 11.4 °С.

При сравнительном эколого-морфологическом исследовании сопоставляли продолжительность и ритм заложения элементов годичных побегов на конусе нарастания с видимым ростом побегов, их фенологическим развитием и погодными условиями. Растения изучали в течение малого жизненного цикла. Для исследования формирования почек собирали 1—2—3-летние вегетативные побеги в пределах хорошо развитого клона. Почки фиксировали в 75-градусном спирте в 15—20-кратной повторности. Для определения продолжительности роста побегов, линейного прироста листьев в длину и смены фенологических фаз было выбрано по 20 постоянных экземпляров растений. Наблюдения за растениями и фиксацию почек проводили регулярно через 5—7 дней с конца мая до начала сентября. При морфологическом исследовании верхушек побегов под МБС-1 определяли число зачатков чешуй и листьев в разные периоды вегетации, продолжительность пластохрона (в сутках) и длительность периода органогенеза.

Результаты исследования

Moneses uniflora — одноцветка крупноцветковая (рис. 1, *1*; 2, *I*)

Это многолетнее травянистое вечнозеленое растение, по типу перезимовывания относится к группе гемикриптофитов. В отличие от других видов сем. *Pyrolaceae* у него самый короткий цикл развития главного побега, так как пазушные почки и боковые побеги, как правило, не развиваются. Все это свидетельствует о сильном сокращении жизненного цикла *Moneses uniflora* по сравнению с другими видами грушанковых (Шилова, 1960).

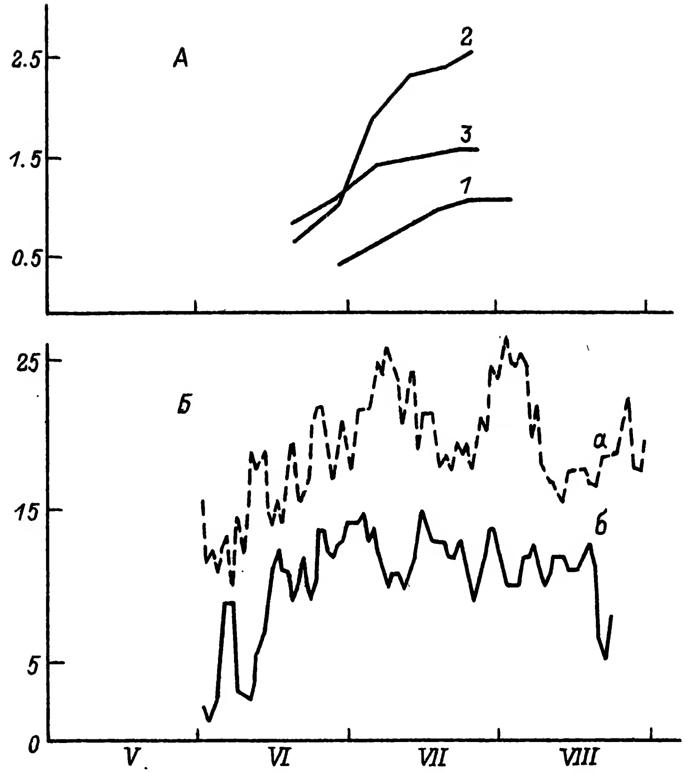


Рис. 1. Рост листьев грушанковых в Мурманской обл. в 1991 г. (*А*); ход среднесуточной температуры воздуха (*Б*) в Ленинградской (*а*) и Мурманской (*б*) областях.

По горизонтальным осям — календарные месяцы; по вертикальным: *А* — прирост длины листа, мм; *Б* — температура, °С. *1* — *Moneses uniflora*, *2* — *Pyrola minor*, *3* — *Orthilia secunda*.

Репродуктивные побеги одноцветки специализированного типа, на них, кроме цветка, формируются только чешуи. Растение монокарпическое, после отцветания вся его надземная часть отмирает.

Годичный побег одноцветки состоит, как правило, из 4—5 чешуй и 2—3 листьев. Чешуи у *Moneses*, как и у всех грушанковых, листоподобные, они развиваются из всего листового примордия.

В южной тайге молодые растения *Moneses uniflora* к концу первого вегетационного сезона вырастают обычно до 4—6 см, длина закончивших рост листьев составляет около 2 см. Формирование почек возобновления продолжается в течение 2 лет (рис. 1, *1*): в 1-й год появляются зачатки чешуй, во 2-й — зачатки листьев. Так, в 1991 г. образование листовых зачатков побега 1992 г. у южнотаежных растений происходило в 1-й декаде июня при температуре воздуха около 13 °С. 3 зачатка появились в течение 1 недели, следовательно, пластохрон листа равен 2—2.5 сут. Затем в органообразовательной деятельности наступила пауза продолжительностью более 1 мес, в это время происходило цветение растений, достигших генеративной фазы развития (в условиях южной тайги *Moneses* зацветает на 2—3-м году жизни). В самом конце цветения растений в популяции в середине июля при температуре воздуха около 20 °С началось заложение чешуй годичного побега 1993 г. 5 чешуй закладывались в течение 5 недель до 3-й декады

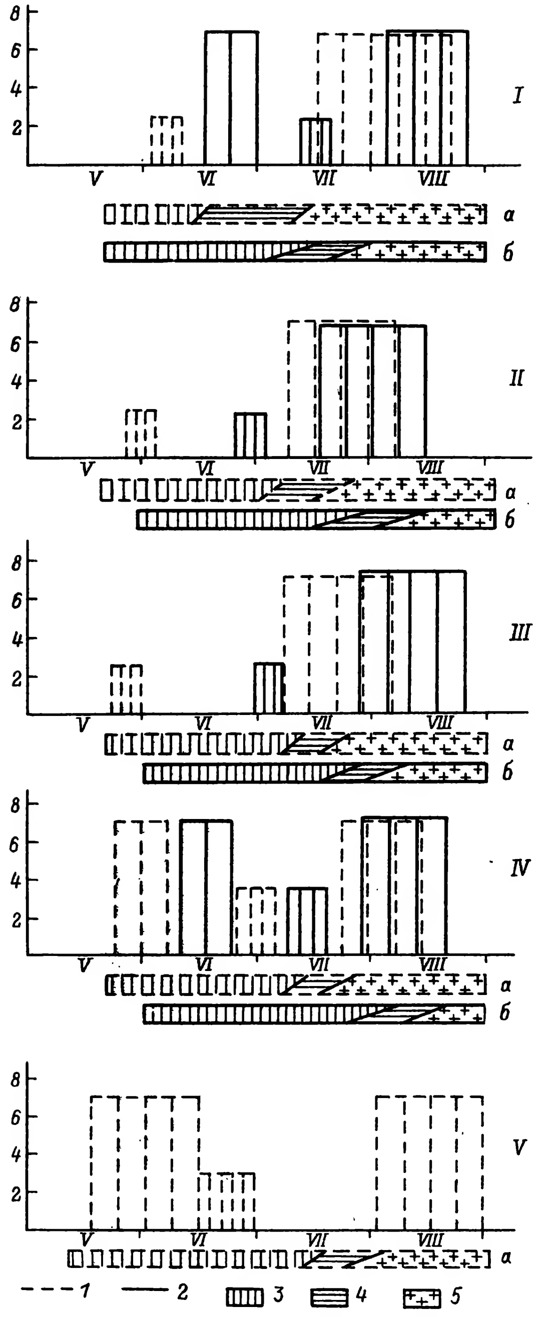


Рис. 2. Ход заложения элементов годичного побега и фенологическое развитие *Moneses uniflora* (*I*), *Pyrola minor* (*II*), *P. rotundifolia* (*III*), *Orthilia secunda* (*IV*), *Chimaphila umbellata* (*V*) в Ленинградской (*1*, *а*) и Мурманской (*2*, *б*) областях.

По горизонтальным осям — календарные месяцы; по вертикальным — величина пластохрона, сут. *3* — вегетация и бутонизация, *4* — цветение, *5* — созревание семян.

августа при температуре воздуха от 16 до 27 °С. Таким образом, период активного заложения зачатков чешуй и листьев у южнотаежных растений одноцветки составляет около 40 дней, общий же период, включающий в себя паузы в органообразовательной деятельности, — около 80 дней.

В Хибинах растения *Moneses* зацветают в 3—4-летнем возрасте. Однолетние побеги, образованные вегетативным путем, формируют довольно мелкие листья, которые в 2—4 раза меньше листьев последующих лет. Такие молодые растения, как правило, не превышают 2—3 см. В более суровых по сравнению с южной тайгой условиях Хибинских гор иногда встречаются растения с необычным для одноцветки боковым ветвлением. Их боковые побеги развиваются из почек, расположенных в пазухах чешуй и листьев.

Органообразовательная деятельность конуса нарастания у растений *Moneses* северотаежной популяции в 1991 г. началась во 2-й декаде июня при относительно высокой температуре воздуха (около 13 °С). К концу июня образовались 2 зачатка чешуй побега 1992 г. В это время (с середины июня до начала июля) происходил наиболее интенсивный рост листьев побега текущего года (рис. 1, *1*), хотя прирост в течение 1 недели составил 0.2—0.3 см, чем объясняется небольшая длина листьев у растений одноцветки в северной тайге (1—1.5 см). Продолжительность роста листьев — около 1 мес. Формирование листовых зачатков происходило во 2-й декаде июля при температуре 11—15 °С. В это время еще не закончился рост листьев и началось цветение генеративных особей в популяции. Цветение одноцветки в Хибинах, которое продолжалось в течение 1 мес — с начала июля до начала августа, совпало с двумя паузами в органогенезе (между образованием зачатков чешуй и зачатков листьев побега 1992 г., а также зачатков листьев 1992 г. и зачатков чешуй побега 1993 г.). Пластохрон листьев составил 2—2.5 сут, продолжительность паузы, последовавшей за формированием листовых зачатков, — около 2 недель. Образование зачатков чешуй 1993 г. началось с середины 1-й декады августа при температуре воздуха около 10 °С. К этому времени все генеративные особи в популяции отцвели и вступили в фазу плодоношения. 3 чешуи образовались последовательно в течение 3 недель (пластохрон каждой равен 7 сут). В 3-й декаде августа температура воздуха понижалась до 5 °С, и в это время приостановилась органообразовательная деятельность конуса нарастания. Активный период органообразования у одноцветки в северной тайге составил 40 сут, что совпадает с периодом активной деятельности апикальной меристемы у растений южнотаежной популяции. Общий же период, включающий в себя паузы, был несколько короче и составил около 70 сут.

Pyrola minor — грушанка малая
(рис. 1, *2*; 2, *II*)

Это многолетнее травянистое вечнозеленое растение, гемикриптофит. Побеги зацветают обычно на 3—4-й год жизни, хотя в Хибинах в затененном влажном месте было найдено несколько экземпляров грушанки с 9—10 розетками листьев. В верхушечных почках таких растений были заложены соцветия, пазушные почки обнаружены только у листьев текущего и чешуй прошлого года.

Генеративный побег у растений южнотаежной популяции достигает 30 см (у популяций в Хибинах — до 20 см), их цветонос, как правило, безлистный. Однако у грушанки, обитающей в Хибинах, в средней части генеративного побега иногда формируются один или несколько зеленых листьев, отличающихся от нормальных листьев нижних розеток меньшими размерами листовой пластинки и формой черешка. Их черешок расширен и охватывает цветонос.

После отцветания отмирает обычно только цветонос, листья остаются зелеными еще на протяжении 2—3 лет.

Пазушные почки у грушанки закладываются в пазухах как чешуй, так и листьев. Почки, образовавшиеся в пазухах листьев, как правило, быстрее приступают к формированию побегов и генеративных органов. В Хибинах нередко встречаются побеги, в верхушечных почках которых закладываются пазушные почки. К концу вегетационного сезона количество элементов в таких зачаточных почках, формирующихся обычно в пазухах чешуй, достигает 3—4.

Годичный побег состоит, как правило, из 4 чешуй и 3 листьев. Заложение элементов годичного побега происходит на протяжении двух вегетационных сезонов.

Образование листовых зачатков побега 1992 г. у растений южнотаежной популяции происходило в 1991 г. в конце мая—начале июня при температуре воздуха от 11 до 16 °С. 3 зачатка возникли в течение 1 недели. В это время происходит интенсивный рост побегов и листьев текущего года. К концу мая длина их листьев составила 1/2 всей длины закончивших рост листовых пластинок, которая достигает 4—5 см. Зачатки чешуй побега 1993 г. закладывались с конца 1-й декады июля в течение 4 недель (пластохрон чешуи равен 7 сут). Образование зачатков чешуй совпало с цветением и плодоношением растений в популяции. Пауза в органообразовательной деятельности продолжалась более 1 мес.

У северотаежных растений грушанки малой образование листовых зачатков началось почти на 1 мес позднее, чем в южной тайге, в конце июня при температуре воздуха около 13 °С. В это же время и несколько позже наблюдался наиболее интенсивный рост листьев. Общая продолжительность роста листьев грушанки составила около 30 дней. Максимальный прирост листьев в длину достигал 3—4 мм в 1 неделю, длина закончивших рост листьев равна 2—3 см. После образования листьев перерыв в деятельности апикальной меристемы составил 2 недели, затем с середины июля началось образование чешуй следующего годичного побега. Температура воздуха в это время изменялась от 15 до 10 °С. Скорость образования чешуй у северотаежных грушанок была такой же, как и у растений в Ленинградской обл. (пластохрон равен 7 сут). Общий период органогенеза составил около 50 сут. Таким образом, к середине августа 1991 г. в почках возобновления содержались все элементы побега 1992 г. (чешуи и листья, листья отличались от чешуй хорошо развитой сетью жилок, четкой формой зубцов по краю пластинки, формирующимся черешком), а также зачатки чешуй побега 1993 г. Эти чешуи были в 3—4 раза меньше самого молодого листового примордия побега 1992 г., между собой по размерам они различались незначительно.

Pyrola rotundifolia — грушанка круглолистная (рис. 2, *III*)

Вид морфологически близок к *P. minor*. Как и у предыдущего вида, у грушанки круглолистной в северотаежной популяции более мелкие (в 1.5—2 раза) листья и побеги. Отличительным признаком северотаежных растений является то, что они довольно обильно ветвятся по сравнению с растениями южной тайги.

Годичный побег состоит из 4 чешуй и 3 листьев. В южной тайге заложение листовых зачатков побега 1992 г. происходило в последней декаде мая с такой же скоростью, как и у предыдущего вида (пластохрон равен 2.5 сут). Образование зачатков чешуй побега 1993 г. началось со 2-й декады июля при высокой температуре воздуха (18—25 °С). Пауза в органогенезе продолжалась более 1 мес. Формирование чешуй совпало с цветением растений в популяции и продолжалось до 2-й декады августа.

У растений северотаежной популяции образование зачатков листьев происходило с начала июля при относительно высокой температуре воздуха (14 °С), т. е. на 1 мес позднее, чем в южной тайге. Скорость органообразования такая же (пластохрон листа равен 2—2.5 сут, чешуи — 7 сут). Однако пауза между образованием листьев и чешуй продолжалась лишь 2 недели. Цветение растений частично совпадало с паузой в органообразовании, частично — с образованием зачатков чешуй.

Orthilia secunda — ортилия однобокая (рис. 1, *3*; 2, *IV*)

Этот вид в системе жизненных форм в сем. *Pyrolaceae* занимает промежуточное положение — между кустарничками и вечнозелеными многолетними травами. По типу перезимовывания — хамефит.

Растения ортилии, собранные в разных популяциях (северотаежной и южнотаежной), имеют в отличие от предыдущих видов примерно одинаковые размеры. Репродуктивные органы закладываются на 3—5-й год жизни. Боковые побеги чаще развиваются в пазухах чешуй и реже — в пазухах листьев.

Годичный побег ортилии состоит из 5 чешуй и 3 листьев. Формирование годичного побега происходит за три периода активного органообразования. Деятельность конуса нарастания у растений южнотаежной популяции началась в 1991 г. в конце мая с заложения 2 последних чешуй побега 1992 г. (рис. 2, *4*). Затем наступила 2-недельная пауза. Образование листовых зачатков происходило при высокой температуре (17—24 °С). Затем во время последующей паузы в органообразовании наблюдалось цветение растений, достигших генеративной фазы развития. Заложение зачатков чешуй побега 1993 г. проходило с 3-й декады июля при температуре воздуха от 27 до 17 °С. Скорость образования чешуй у ортилии такая же, как у других видов (пластохрон равен 7 сут), а листовые зачатки образуются медленнее (пластохрон равен 3.5 сут).

В Хибинах со 2-й декады июня образовались 2 зачатка чешуй 1992 г. После 2-недельной паузы образовались 3 листовых зачатка при температуре 10—14 °С (пластохрон равен 3.5 сут). Во время следующей паузы в органообразовании и в ходе формирования чешуй 1993 г. происходило цветение растений (пластохрон чешуй равен 7 сут).

Таким образом, активный период органогенеза у ортилии составляет 40—45 сут, общий же — примерно 85 сут в южнотаежной популяции и 70 сут — в северотаежной.

Chimaphila umbellata — зимолюбка зонтичная (рис. 2, *V*)

Это розеточный кустарничек, по типу перезимовывания — хамефит. Зимолюбка отличается от других видов тем, что ее чешуи имеют менее развитую сеть жилок и довольно рано опадают (как правило, к концу первого вегетационного сезона). Зацветает зимолюбка на 4—6-й год. Вегетативные почки закладываются в пазухах многих листьев. После отмирания генеративного побега новые вегетативные побеги развиваются обычно из пазушных почек листьев, расположенных в верхней части растения.

Годичный побег зимолюбки состоит из 7—8 чешуй и 4—6 ассимилирующих листьев. В большинстве случаев между настоящими чешуями и листьями формируется одна переходная форма (увеличенная чешуя или уменьшенный лист).

Активное органообразование у зимолюбки началось раньше, чем у других видов: с середины мая возникали зачатки чешуй 1992 г., и к середине июня образовались 4 примордия со скоростью 1 зачаток в 1 неделю. Затем без перерыва возникали листовые зачатки, пластохрон каждого был равен 3 сут. К концу июля был заложен зачаточный побег 1992 г. (рис. 2, *5*). Пауза в органогенезе продолжалась немного более 1 мес — с начала июля до начала августа. В это время в популяции цвели растения, достигшие генеративной фазы развития. С первых чисел и до конца августа образовались 4 зачатка чешуй побега 1993 г. (с той же скоростью — 1 зачаток в 1 неделю). Таким образом, активное органообразование происходило в течение 65 дней, общий период длился около 110.

Заключение

Сравнительное исследование растений одного вида из разных популяций позволяет выявить их морфологические особенности, характерные для северной и южной популяций. Так, грушанковые из северной тайги отличаются от южнотаежных растений меньшими размерами. Особенно четко эти различия заметны на видах *Pyrola* и *Moneses*. Явление миниатюризации давно известно и характерно для северных растений. Г. М. Борисовская и О. В. Хитун (1986) показали, что у некоторых бореальных видов п-ова Ямал листовая пластинка в 2—10 раз меньше, чем у растений тех же видов в Ленинградской обл. Для сем. *Pyrolaceae* это прослежено у *Pyrola rotundifolia* в условиях Полярного и Южного Урала (Таршис, 1991). При этом в северных условиях миниатюризация затрагивает только вегетативные органы, а не генеративные. Наши исследования показали, что наряду с уменьшением размеров листовых пластинок в северной тайге одноцветка достигает генеративной фазы развития позднее, чем в южной тайге. Это можно, по-видимому, рассматривать как своеобразные процессы компенсации (Мазуренко, 1986), когда у растений Арктики и высокогорий уменьшение размеров побегов и листьев, уменьшение числа различного рода метамеров компенсируется до некоторой степени сохранением или увеличением (полимеризацией) метамеров более высокого ранга.

При исследовании структуры зимующих почек и хода их формирования выявлены характерные особенности представителей сем. *Pyrolaceae*. Типичным для грушанковых является то, что у них междоузлия между чешуями значительно длиннее, чем междоузлия между листьями. Боковые побеги могут формироваться в пазухах как чешуй, так и листьев (кроме *Moneses*). Чешуи грушанковых листоподобные, их размеры значительно больше по сравнению с размерами почки, они имеют зеленую окраску и хорошо развитую сеть жилок (кроме *Chimaphila*).

Структура годичного побега у грушанковых не изменяется в разных частях таежной зоны. В южнотаежной и северотаежной популяциях у них формируется одинаковое, характерное для каждого вида количество чешуй и листьев.

Зимующие почки грушанковых содержат элементы зачаточных побегов разных лет. Так, осенью 1991 г. вегетативные верхушечные почки у *Pyrola* содержали весь зачаточный побег 1992 г. (4 чешуи и 3 листа) и часть побега 1993 г. (4 чешуи). Состав почек *Moneses* несколько различен в разных условиях произрастания: у растений более северной популяции емкость (количество составляющих ее элементов) зимующей почки меньше, чем у растений южной тайги, потому что формирование чешуй годичного побега происходит в два этапа в разные вегетационные сезоны. У *Orthilia* зимующие почки, кроме побега сезона 1992 г. (5 чешуй и 3 листа), содержат часть чешуй (3) еще одного последующего сезона (1993 г.); структура их одинакова в разных популяциях. Наконец, у *Chimaphila* зимующие почки содержат, кроме элементов побега 1992 г. (8 чешуй и 5 листьев), часть (половину) чешуй побега 1993 г. Таким образом, в ряду жизненных форм от кустарничков к травянистым растениям у грушанковых относительное количество составляющих зимующую почку элементов уменьшается. Так, к осени 1991 г. у видов *Pyrola* были сформированы все чешуи побега 1993 г., у *Chimaphila* — только половина, т. е. чешуи грушанок формируются внутри почки в течение 2 лет, включая два зимних периода, у ортилии и зимолюбки на одном годичном побеге чешуи имеют разный возраст: часть из них развивается внутри почки в течение 2 лет, часть — в течение 1 года.

Исследование хода органообразовательного процесса позволяет выявить его закономерности в связи с жизненной формой. Так, у травянистых многолетников (у видов *Pyrola* и *Moneses* в южной тайге) формирование годичного побега происходит за два периода (зачатки чешуй и листьев соответственно), у переходной формы (*Orthilia*) — за три периода: за один — листья, за два — чешуи. У кустарничка (*Chimaphila*) процесс активного органообразования идет сходным образом, однако зачатки листьев формируются без перерыва после образования чешуй. У всех видов в ходе органообразовательного процесса имеется облигатная пауза между образованием листьев и образованием чешуй следующего годичного побега.

Скорость органообразования у всех исследованных видов примерно одинаковая: зачаток чешуи образуется в течение 7 сут, зачаток листа — 2.5—3.5 сут. Таким образом, самый короткий период активного органообразования у видов *Pyrola* — примерно 35 сут, у *Moneses* и *Orthilia* — около 42, у *Chimaphila* — 65 сут. Его продолжительность зависит от количества элементов годичного побега и увеличивается от травянистых растений к кустарничкам, а поскольку у кустарничков чешуй и листьев больше, им требуется больше времени на образование годичного побега при одинаковой скорости органообразования.

Исследование показало, что изменение температуры воздуха в течение вегетационного сезона не оказывает значительного влияния на ход формообразования. Сопоставление хода органообразовательного процесса в разных условиях таежной зоны позволило установить определенную независимость скорости формирования органов растений от условий произрастания (в обеих популяциях пластохрон чешуй и листьев грушанковых имеет одинаковое значение). В литературе имеются данные о наличии такой зависимости у кустарничка *Andromeda polifolia*. Н. В. Шилова (1967) показала, что в условиях Полярного Урала у этого растения по сравнению с Ленинградской обл. сокращается продолжительность заложения почечных членов, вследствие того что уменьшается продолжительность пауз в органообразовании, быстрее появляются зачатки чешуй и катафиллов, при этом почки состоят из меньшего количества членов. Однако темпы формирования зачатков листьев в разных условиях были одинаковыми. У всех исследованных видов грушанковых в северотаежной популяции по сравнению с южнотаежной общий период органообразования короче за счет уменьшения продолжительности пауз между периодами активного формирования элементов побега. Количество таких активных периодов у растений в северной тайге не меньше, а иногда и больше, чем у растений в южной (три и два у *Moneses*). Наиболее явно это сокращение проявляется у *Pyrola rotundifolia*, когда пауза между образованием зачатков листьев и зачатков чешуй следующего годичного побега уменьшается более чем в 2 раза. Разница же в прохождении фенологических фаз развития одних и тех же видов в разных условиях достигает 20—25 сут.

Исследование путей структурной адаптации тундровых растений к жесткому климату Северо-Восточной Азии (Шилова, 1988) показало, что в восточном секторе Субарктики преобладают виды растений с коротким периодом заложения и непрерывным образованием небольшого числа листовых примордиев. Для типично таежных видов сем. *Pyrolaceae* выявлены следующие особенности: формирование почек возобновления происходит в течение 2 лет, при этом в 1-й год образуются все чешуи или часть их, во 2-й — листовые зачатки или оставшаяся часть чешуй и зачатки листьев годичного побега. Скорость органообразовательных процессов сходна у растений северотаежной и южнотаежной популяций. Сокращение общего периода органообразования происходит за счет уменьшения пауз между периодами активного формирования элементов годичного побега. Итак, исследование позволило выявить значительную стабильность скорости и ритмов процессов органогенеза у растений сем. *Pyrolaceae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисовская Г. М., Хитун О. В. О некоторых чертах структурной адаптации бореальных растений к условиям Арктики // Вестн. ЛГУ. 1986. Сер. 3. Биология. Вып. 1. С. 15—22.

Евтеева Л. С., Коронатова Р. М. Климат // Природа Ленинградской области и ее охрана. Л., 1973. С. 15—21.

Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М., 1986. 208 с.

Мишкин Б. А. Флора Хибинских гор, ее анализ и история. М.—Л., 1953. 112 с.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 392 с.

Серебряков И. Г. Ритм сезонного развития растений Хибинских тундр // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Вып. 5. С. 78—97.

Таршис Л. Г. Биологические особенности и адаптация грушанки круглолистной к экстремальным условиям Крайнего Севера // Экология и интродукция растений на Урале. Свердловск, 1991. С. 59—64.

Шилова Н. В. Побегообразование и особенности жизненных форм в семействе *Pyrolaceae* Lindl. // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 6. С. 910—917.

Шилова Н. В. Приспособление вечнозеленых кустарничков к условиям Севера. Л., 1967. 62 с.

Шилова Н. В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л., 1988. 213 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 X 1993

SUMMARY

The features of the morphological structure and development of *Pyrolaceae* annual shoots in northern (Murmansk region) and southern (Leningrad region) taiga have been studied. The reduction of plant size in northern population was observed. The structure of annual shoots was the same in different regimes. The annual shoots were initiated during two growing seasons. The speed of organogenetic processes was the same in different *geographical* zones. The total organogenesis period in northern population was shorter because of the reduced pauses between the meristem activity periods.

УДК 581.526.35(524)14 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 4

С. И. Грабовик

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ЛИНЕЙНЫЙ ПРИРОСТ СФАГНОВЫХ МХОВ В ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

S. I. GRABOVIK. THE EFFECT OF CLIMATIC CONDITIONS ON THE LINEAR INCREMENT OF *SPHAGNUM* MOSSES IN SOUTHERN KARELIA

Изучалась зависимость линейного прироста нескольких видов сфагновых мхов от эколого-ценотических и климатических факторов в течение 10 лет на трех болотных участках на территории заказника «Киндасово» (южная Карелия, Россия). При исследовании установлены значительные колебания линейного прироста каждого вида мхов в пределах одного сообщества в разные годы, а также различия в приросте в течение одного вегетационного периода в различных по торфности и увлажнению сообществах. Установлено, что величина прироста сфагновых мхов зависит главным образом от условий увлажения, продолжительности вегетационного периода, а также от биологических особенностей вида.

В сложении растительного покрова в продукционном процессе и круговороте веществ на мезотрофных и олиготрофных болотах ведущая роль принадлежит сфагновым мхам. Эколого-биологическое своеобразие мхов хорошо известно. Смена одних болотных фитоценозов другими и длительность их существования на том или ином участке болотного массива тесно связаны с экологической амплитудой растений, слагающих эти фитоценозы. J. Grime с соавт. (1990) отмечают, что мохообразные приспосабливаются к изменениям среды не столько морфологически, сколько физиологически. Большинство мохообразных относительно устойчивы к высушиванию, растут они обычно, когда ткани находятся в гидратированном состоянии длительное время. В целом реакция мохообразных на сезонные колебания влажности и температуры изучена слабо. Поэтому важным моментом в изучении биологии сфагновых мхов является выяснение динамики их роста и биологической продуктивности в течение вегетационного периода в зависимости от эколого-ценотических и климатических условий.

Для сфагновых мхов характерны неограниченный верхушечный рост стеблей и постоянное отмирание снизу. Из литературных источников известно, что мхи начинают расти сразу после таяния снега и их линейный прирост зависит от вида мха, уровня грунтовых вод, климатических условий и трофности среды.

Обстоятельная сводка работ по учету величины годичного прироста сфагновых мхов была составлена Н. Кац с соавт. (1936), позднее исследования и обзоры по этому вопросу были выполнены R. Clymo (1970, 1973), М. А. Илометсом (1981), А. И. Максимовым (1982), С. И. Грабовик, В. К. Антипиным (1982), T. Moore (1989), T. Lindholm (1990), T. Lindholm, H. Vasander (1990), M. Boč, E. Kuzmina (1990), С. И. Грабовик (1991а, б). Максимов (1982), кроме определения общего годичного прироста ряда видов сфагновых мхов, произвел расчет скорости их прироста в весенний, летний и осенний периоды. По его данным, наибольший линейный прирост отмечается обычно весной и осенью.

Следует отметить, однако, что сведений по приросту мхов в настоящее время недостаточно и они отрывочные. Авторы вышеуказанных работ отмечают, что изучение проводилось разными методами по 1—2-летним наблюдениям и без учета климатических показателей за вегатационный период. Поэтому очень трудно сделать какие-либо выводы о величине прироста сфагновых мхов за сезон не только в различных сообществах, но даже в пределах различных географических зон.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика погодных условий в годы исследований

Годы	Количество осадков, мм			Общее количество осадков за вегетационный период, мм	Продолжительность вегетационного периода, дни
	весна	лето	осень		
1979	84.0	76.0	54.8	214.8	153
1980	34.0	78.0	58.0	170.0	154
1981	115.5	161.4	142.9	419.8	163
1982	118.4	144.0	88.0	350.4	163
1983	128.6	100.2	102.3	331.1	163
1984	85.8	102.5	132.3	320.6	165
1985	52.2	108.4	86.2	246.8	145
1986	107.8	181.3	148.3	437.4	148
1987	208.0	226.5	133.5	568.0	175
1988	82.1	200.9	120.1	403.1	173
Среднее многолетнее значение	—	—	—	346.2	152

Материалы и методы

Исследования выполнялись на территории Киндасовского лесоболотного научного стационара Карельского научного центра РАН с 1979 по 1988 г. в рамках комплексных исследований болотных экосистем, их структуры, продуктивности и динамики. Метеорологические условия за период исследований отличались значительной изменчивостью и отклонялись от многолетних данных (табл. 1). По многолетним наблюдениям, длительность вегетационного периода на территории стационара составляет в среднем 152 дня (т. е. колеблется в пределах от 145 до 175 дней), при этом весна с устойчивой температурой воздуха выше 5 °С начинается в конце апреля—начале мая, лето наступает в среднем 15 июня с устойчивым переходом среднесуточной температуры выше 15 °С. На болотах примерно в эти сроки начинает цвести клюква болотная. Устойчивый переход температуры воздуха через 15 °С в сторону понижения происходит примерно 15 августа и означает наступление осени. На болотах в это время отмечается осеннее раскрашивание листьев голубики болотной. Вегетационный период на территории стационара завершается обычно в середине октября (Максимова, Попова, 1983).

Изучение линейного прироста сфагновых мхов проводили на трех болотных участках, в которых мхи являются эдификаторами растительного покрова, но произрастают в несколько различающихся по режиму минерального питания и увлажнения экологических условиях. В пределах каждого болотного участка были выполнены геоботанические описания растительного покрова.

Годичный линейный прирост определяли методом перевязок. Весной на всех болотных участках мы выбирали микроценозы с преобладанием *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. papillosum* Lind., *S. majus* (Russ) C. Jens и *S. balticum* C. Jens. (Савич-Любицкая, 1968) и перевязывали изучаемые мхи (50—100 шт.) на 1 см ниже головки. Через год мхи срезали и измеряли их линейный прирост. Во все годы исследований мхи перевязывали на одних и тех же площадках, но при небольшом смещении перевязок в нетронутые места.

По данным В. Д. Лопатина (1973), *S. fuscum* принадлежат к кочковато-грядовой гидрофильно-психрофильной группе и выдерживает значительное и длительное пересыхание; *S. papillosum* — к ковровой субпсихрофильной и выдерживает кратковременное и не очень сильное обсыхание; *S. balticum* и *S. majus* — к мочажинной гипергидрофильной группе и не выносят обсыхания.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика болотных участков

Элементы микрорельефа	Болотные участки					
	1		2		3	
	гряды (60%)	мочажины (40%)	кочки (25%)	мочажины (75%)	кочки (24%)	мочажины (76%)
Трофность	О.	О	МО	М	МО	М
УГВ, см	−40—−60	−2—−15	−5—−10	+1—−7	−24—−30	+50—+75
Доминирующие сообщества	Vaccinium uliginosum + + Oxycoccus palustris—Rubus chamaemorus—Sphagnum fuscum	Eriophorum vaginatum—Sphagnum balticum	Andromeda polifolia—Menyanthes trifoliata—Sphagnum papillosum	Carex limosa + + Menyanthes trifoliata—Sphagnum majus	Andromeda polifolia—Sphagnum fuscum Andromeda polifolia—Carex limosa — Sphagnum papillosum	
Изучаемые виды *Sphagnum*	*S. fuscum*	*S. balticum*	*S. papillosum*	*S. majus*	*S. fuscum* *S. papillosum*	

Примечание. Минус перед цифрой УГВ означает, что уровень воды ниже поверхности мха на указанную величину. О — олиготрофная, МО — мезоолиготрофная, М — мезотрофная.

Болотный участок 1. Олиготрофный грядово-мочажинный комплекс Sphagneta fusci + Sphagneta baltici. Прирост *S. fuscum* измеряли в микроценозах, расположенных в экологическом ряду вершина гряды—склон—контакт гряды с мочажиной. В микроценозах мочажин измеряли прирост *S. balticum* (табл. 2).

Болотный участок 2. Мезоолиготрофный кочковато-мочажинный комплекс Sphagneta papillosi + Sphagneta majoris. Моховой покров сплошной, плотный. Режим увлажнения постоянный, проточный; участок расположен рядом с протекающим ручьем, в который происходит сброс поверхностных и внутриболотных вод, хорошо дренирован. Здесь в микроценозах невысоких кочек измеряли прирост *S. papillosum*, а в микроценозах мочажин — *S. majus* (табл. 2).

Болотный участок 3. Мезотрофный кочковато-топяной комплекс Sphagneta papillosi + Herbeta. Прирост *S. papillosum* и *S. fuscum* измеряли в микроценозах невысоких плоских кочек (табл. 2).

Результаты и обсуждение

В результате исследований выявлены большие колебания линейного прироста каждого вида в пределах одного сообщества в разные годы. Имеются различия в приросте и в разных сообществах. Рассмотрим особенности прироста каждого вида.

Sphagnum fuscum изучали на двух болотных участках — на вершинах гряд и на невысоких плоских кочках (участки 1 и 3 соответственно) с 1979 по 1988 г. Дополнительно на участке 1 с 1984 по 1988 г. измеряли прирост

ТАБЛИЦА 3

Годичный прирост сфагновых мхов, мм/год

Виды	Микрорельеф	Годы исследований									
		1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988
Участок 1											
S. fuscum	Вершина гряды	3.0	3.0	3.0	5.0	8.0	2.0	2.0	3.0	7.0	4.0
	Склон	—	—	—	—	—	9.0	9.0	10.0	17.0	15.0
	Контакт гряды с мочажиной	—	—	—	—	—	5.0	8.0	4.0	12.0	9.0
S. balticum	Мочажина	11.0	8.0	15.0	25.0	18.0	15.0	56.0	65.0	46.0	60.0
Участок 2											
S. papillosum	Кочка	5.0	9.0	16.0	20.0	20.0	19.0	7.0	10.0	19.0	—
S. majus	Мочажина	46.0	38.0	57.0	50.0	35.0	22.0	54.0	24.0	59.0	—
Участок 3											
S. fuscum	Кочка	6.0	9.0	6.0	6.0	8.0	7.0	3.0	6.0	15.0	9.0
S. papillosum	»	4.0	2.0	6.0	7.0	7.0	7.0	2.0	6.0	10.0	10.0

S. fuscum в микроценозах на склоне гряды Andromeda polifolia — Sphagnum fuscum и на контакте гряды с мочажиной Eriophorum vaginatum — Sphagnum fuscum + Sphagnum balticum. Значительный прирост *S. fuscum* отмечался в 1983, 1986, 1987 и 1988 гг. Эти вегетационные периоды были влажными, осадков выпало больше нормы, но наибольший годичный прирост отмечен во всех четырех точках в 1987 г. (табл. 1, 3). В 1987 г. по сравнению с другими годами исследований выпало достаточное количество осадков не только в основные периоды роста весной и осенью, но даже летом, что способствовало росту и развитию *S. fuscum* на участках 1 и 3 (табл. 3). Это объясняется также и более длительным периодом осеннего роста по сравнению с другими годами исследований (вегатационный период длился 175 дней). T. Lindholm (1990) также указывает на то, что рост *S. fuscum* лимитируется длительностью периода с температурой выше 0 °С, в течение этого периода скорость роста определяется влажностью. Значительный прирост *S. fuscum* на участке 3 во все годы исследований объясняется более благоприятными условиями произрастания, меньшим колебанием УГВ, что связано с большим притоком воды с вышерасположенных окраек болота. Значительное снижение роста *S. fuscum* на вершине гряды отмечалось в экстремальные вегетационные периоды (1979, 1980 и 1985 гг.), когда сумма осадков за вегетационный период была значительно ниже нормы. По-видимому, это связано с нарушением водоснабжения головок *S. fuscum*. Внешне такое нарушение определяется по наличию в дернине подсохших головок. На склоне и контакте гряды с мочажиной наблюдается более интенсивный рост, что можно объяснить достаточной обеспеченностью водой дернины в этих местообитаниях. Можно предположить, что изменчивость роста *S. fuscum*, образующего разные сообщества на склоне и контакте гряды с мочажиной, обусловливается взаимным влиянием одного вида на другой. Этим, вероятно, и объясняется то, что величина роста *S. fuscum* на контакте меньше величины его роста на склоне. По-видимому, *S. balticum* подавляет рост *S. fuscum*.

Исходя из наших наблюдений, можно заключить, что *S. fuscum* более инертен к изменениям среды обитания и его прирост меньше варьирует в разных микроценозах. Данные наших стационарных исследований позволили установить тесную связь между линейным приростом и количеством осадков за вегетационный период (коэффициент корреляции *r* на участках 1 и 3 равен 0.46 и 0.58 соответственно).

Sphagnum papillosum изучали в двух точках (на участках 2 и 3). Значительный прирост *S. papillosum* отмечается во все годы исследований на участке 2 (табл. 3), что связано с хорошей проточностью и стабильностью гидрологического режима по сравнению с участком 3, где уровни грунтовых вод подвержены большим колебаниям. Снижение роста *S. papillosum* отмечалось в 1979, 1980 и 1985 гг. Это объясняется, с одной стороны, незначительным количеством осадков весной, а также за весь вегетационный период, а с другой — более коротким вегетационным периодом по сравнению с другими годами. Максимальный рост *S. papillosum* зарегистрирован в 1987 г., когда осадков выпало значительно больше нормы, а также наблюдался более длительный период осеннего роста. Аналогичные изменения годичного прироста *S. papillosum* отмечаются и на мезотрофном кочковато-топяном участке (участок 3), но величины годичного прироста здесь значительно меньше. Для коврового субпсихрофильного *S. papillosum* более благоприятные условия произрастания на участке 2, так как этот вид мха не переносит длительного периода пересыхания, что наблюдается на довольно высоких кочках на участке 3 (коэффициент корреляции *r* на участках 2 и 3 равен 0.35 и 0.82 соответственно).

Sphagnum balticum и *Sphagnum majus* — гипергидрофильные виды, прирост которых изучали в топяных условиях на участках 1 и 2 соответственно. В их местообитаниях в сухие годы (1979, 1980 и 1985 гг.) колебания УГВ за вегетационный период соответственно достигали 4—15 и 4—7 см ниже поверхности сфагнового покрова, а в дождливом 1987 г. вода стояла на уровне поверхности головок мха. У этих гипергидрофильных видов наблюдаются аналогичные изменения годичного прироста, как и у предыдущих видов. Вероятно, это объясняется микроклиматическими особенностями мочажин и кочек. На кочках таяние снега начинается раньше и они скорее освобождаются от снега, но оттаивают медленнее. В целом микроклимат мочажин более мягкий по сравнению с микроклиматом кочек, что способствует росту мочажинных видов. (Коэффициент корреляции *r* на участках 1 и 2 равен 0.49 и 0.21 соответственно).

Выводы

Исследования показали значительные колебания линейного прироста каждого вида мхов в пределах одного сообщества в разные годы, а также различия в приросте в течение одного вегетационного периода в различных по трофности и увлажнению сообществах.

Установлено, что между линейным приростом сфагновых мхов и количеством осадков за вегетационный период существует тесная связь. Максимальный прирост сфагновых мхов отмечен в более влажные годы, когда количество выпадающих осадков значительно выше средней многолетней величины.

Прирост сфагновых мхов лимитируется не только количеством осадков, но и длительностью периода с температурой выше 5 °C.

S. fuscum более инертен к изменениям среды обитания и его прирост меньше варьирует в разных микроценозах.

Линейный прирост ковровых субпсихрофильных гипергидрофильных сфагновых мхов с повышением уровня грунтовых вод увеличивается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грабовик С. И., Антипин В. К. Линейный прирост и величина живой части некоторых видов сфагновых мхов и их связь с гидрометеорологическими показателями // Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск, 1982. С. 195—203.

Грабовик С. И. Прирост сфагновых мхов в зависимости от эколого-ценотических условий на болотах Карелии // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы. Львов, 1991а. С. 56—59.

Грабовик С. И. Влияние некоторых экологических факторов на прирост *Sphagnum fuscum* // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Л., 1991б. С. 88—91.

Илометс М. А. Прирост и продуктивность сфагнового покрова в юго-западной Эстонии // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 2. С. 279—290.

Кац Н., Кириллович М., Лебедева Н. Движение поверхности сфагновых болот и формирование их микрорельефа // Земледелие. 1936. № 38. С. 1—33.

Лопатин В. Д. О принципах классификации торфа болот Северо-Запада на экологической основе // Вопр. комплексного изучения болот. Петрозаводск, 1973. С. 51—62.

Максимов А. И. К вопросу о приросте сфагновых мхов // Комплексные исследования растительности болот Карелии. Петрозаводск, 1982. С. 170—179.

Максимова Т. А., Попова Т. И. Сезонный ритм развития клюквы болотной и клюквы мелкоплодной в южной Карелии // Ресурсы дикорастущих плодово-ягодных растений, их рациональное использование и организация плантационного выращивания хозяйственно-ценных видов в свете решения Продовольственной программы СССР. Гомель, 1983. С. 25—27.

Савич-Любицкая Л. И. Определитель сфагновых мхов СССР. Л., 1968. 112 с.

Boč M. S., Kuzmina E. O. Rhythmical pattern in *Sphagnum* mosses annual increment in Ladoga region near Leningrad (USSR) // Abstracts 7 Meeting CEBWG. Apatity, 1990. P. 12.

Clymo R. S. The growth of *Sphagnum*: methods of measurement // J. Ecol. 1970. Vol. 58. P. 13—49.

Clymo R. S. The growth of *Sphagnum*: some effects of environment // J. Ecol. 1973. Vol. 61. P. 849—869.

Grime J. P., Rincon E. R., Wickerson B. E. Bryophytes and plant strategy theory // Bot. J. Linn. Soc. 1990. Vol. 104. P. 175—186.

Lindholm T. Growth dynamics of the peat moss *Sphagnum fuscum* on hummocks on a raised bog in southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1990. Vol. 27. P. 67—78.

Lindholm T., Vasander H. Production of eight species of *Sphagnum* at Suurisuo mire, southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1990. Vol. 27. P. 145—157.

Moore T. R. Growth and net production on *Sphagnum* at five fen sites, subarctic eastern Canada // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. P. 1203—1207.

Институт биологии КНЦ РАН
Петрозаводск

Получено 15 VI 1993

SUMMARY

The influence of ecologo-coenotic and climatic factors on the annual increment of several *Sphagnum* species was studied for ten years at three mire sample-plots in the Kindasovo wildlife area, southern Karelia, Russia. The studies have shown that the linear increment of each moss species varies greatly from year to year within community as well as during one growing season in different communities which differ in nutrient contents and humidity. It was found that in *Sphagnum* the increment depends mainly on moisture conditions, the duration of growing season and the biological characteristics of the species studied.

УДК 005 : 582.475.4 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 4

С. В. Васильев

СОСНОВЫЕ РЕДКОЛЕСЬЯ СЕВЕРА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

S. V. VASILIEV. PINE OPEN WOODLANDS ON THE NORTH OF WEST SIBERIA

Выделены две ассоциации сосновых лишайниковых (Sphaerophoro-Pinetum) и сфагново-лишайниковых (Sphagno compacti-pinetum) редколесий для севера таежной подзоны Западной Сибири. Своеобразие первой ассоциации связано с активностью эоловых процессов и частичными пожарами. Эти редколесья рассматриваются как этап лесообразовательного процесса, имеющего конечной стадией лишайниковые сосняки, а на приречных дефляционных склонах — лишайниковые кедрачи. Своеобразие сфагново-лишайниковых редколесий связано с высокими грунтовыми водами на хорошо продуваемых открытых местообитаниях, где происходят слабое снегонакопление и промерзание почв на большую глубину.

Сосновые редколесья являются своеобразным элементом растительного покрова северотаежных территорий Западной Сибири. Они распространены на обширных тундровых равнинах в бассейнах рек Надым, Пур, Таз, а также в Сургутском Полесье по рекам Лямин, Аган, Тромеган и их притокам. Область их распространения достаточно обширна, тем не менее в литературе о них не содержится сколько-нибудь подробных сведений. Известна единственная работа И. С. Ильиной (Растительный покров..., 1985), где кратко охарактеризовано их строение. На карте (Ильина и др., 1976) область распространения ограничена пределами Сургутского полесья. В действительности же в центральном секторе Западной Сибири они проникают на север по меньшей мере до 65° с. ш.

В настоящей работе дается фитоценотическая и лесотипологическая характеристика сосновых лишайниковых и сосновых сфагново-лишайниковых редколесий на северном пределе их распространения — в долине р. Левая Хетта (бассейн р. Надым). Полевые описания редколесий проведены при маршрутных обследованиях и вдоль профиля, пересекающего ряд надпойменных террас и междуречные флювиогляциальные и ледниковые равнины. Профиль проложен изыскателями ЮЖНИИГипрогаз (г. Донецк). Через каждые 300 м ими же проводилось геологическое бурение; таким образом, геоботанические описания дополнены геологическим разрезом поверхностных отложений и привязаны к рельефу нивелировкой. В работе дан вариант интерпретации материала в рамках флористической синтаксономии с целью сравнения полученных синтаксонов с лесотипологическими категориями.

Сосновые лишайниковые редколесья, рассматриваемые здесь, выделяются в пределах одной ассоциации Sphaerophoro-Pinetum с диагностическими видами *Sphaerophorus fragilis, Polytrichum Piliferum, Festuca ovina.* При сравнительно постоянном флористическом составе редколесья характеризуются переменным доминированием в напочвенном покрове различных видов кладин (*Cladina mitis, C. stellaris, C. rangiferina, C. arbuscula*) (табл. 1), в соответствии с чем можно выделить различные фации, по объему близкие к мелким доминантным ассоциациям, например Sphaerophoro-Pinetum cladinetosum stellaris и др. Ассоциация Sphaerophoro-Pinetum рассматривается внутри одного подсоюза Cladonio-Pinenion K. Lund. 81 в совокупности с близкими к ней ассоциациями лишайниковых и мохово-лишайниковых лесов класса Vaccinio-Piceeta (табл. 2).

Древостои редколесий относятся к Va классу бонитета, разрежены: полнота 0.1—0.4 и менее, сумма площадей сечения стволов (на высоте груди) варьирует от 1 до 10 м^2/га, число стволов с высотой более 1.3 м не превышает 1000 шт./га, а с вычетом тонкомерных — менее 400 шт./га. Данные пробной площади дают представление о строении одного из таких сообществ со сравнительно высокой полнотой древостоя (табл. 3).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика сообществ Sphaerophoro-Pinetum

Древостой и диагностические виды	Номера описаний						
	1	2	3	4	5	6	7
Древостой по преобладающему поколению							
Преобладающая порода	С	С	С	С	С	С	С
Класс бонитета	Va	Va	V	Va	Va	Va	Vб
Возраст, десятки лет	6	3	7	3	7	7	20
Общая полнота, ×10	2	+	2	+	2	3	4
Поколение возрастом 100 лет и более							
Возраст, десятки лет	—	20	16	20	20	16	20
Сумма площадей сечений, $м^2$	—	1	5	—	2	—	6
Полнота, ×10	—	—	1	—	1	—	4
Запас, декастры	—	—	3	—	1	—	—
Состав:							
сосна	—	—	10	—	10	+	—
лиственница	—	+	—	+	—	+	—
кедр	—	—	—	—	—	+	—
Поколение возрастом до 100 лет							
Возраст, десятки лет	6	3	7	3	7	7	6
Сумма площадей сечений, $м^2$	4	—	5	—	2	4	1
Полнота, ×10	2	—	1	—	1	3	1
Запас, декастры	2	—	3	—	1	2	—
Состав:							
сосна	10	8	10	9	10	9	10
лиственница	—	2	—	1	—	+	—
береза	+	—	—	—	—	+	—
кедр	—	—	—	+	+	1	+
Подрост							
Число стволов, тыс. шт./га	8	1	6	+	4	4	2
Состав:							
сосна	10	5	10	10	10	10	10
лиственница	—	5	—	—	—	+	—
береза	—	+	—	+	—	+	—
кедр	—	—	—	—	—	+	—
Диагностические виды ассоциации							
Polytrichum piliferum	1	1	5	1	5	10	5
Sphaerophorus fragilis	10	1	10	1	5	10	1
Festuca ovina	—	1	—	1	1	1	1
Д. в. ассоциации Cladonio-Pinetum							
Cladonia sp. sp.	20	10	5	10	5	5	5
Cetraria nivalis + *C. cucullata*	—	—	1	1	5	5	5
C. islandica	—	1	1	—	1	5	5
Arctostaphylos uva-ursi	—	1	—	5	—	1	—
Д. в. класса Vaccinio-Piceeta, Salici-Betuletea nanae							
Empetrum nigrum	—	—	1	1	1	1	5
Vaccinium uliginosum	1	—	1	1	1	1	—
Pleurozium schreberi	—	—	1	—	—	—	—
Vaccinium vitis-idaea	10	5	5	10	5	5	5
Ledum palustre	1	1	1	1	1	1	—
Cladina mitis + *C. arbuscula*	5	1	5	10	1	30	40
C. stellaris	40	70	5	30	5	30	10
C. rangiferina	5	10	40	30	50	5	1

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Древостой и диагностические виды	Номера описаний						
	1	2	3	4	5	6	7
Прочие виды							
Polytrichum juniperinum	5	1	1	—	—	1	1
Betula nana	1	1	1	—	—	—	—
Calamagrostis langsdorffii	—	1	1	—	—	—	—

Примечание. Кроме того, единично встречены *Carex globularis* (описание 4), *Calamagrostis lapponica* (4), *Stereocaulon paschale* (2).

Почвы лишайниковых сосновых редколесий однотипны; как правило, это иллювиально-гумусовые, реже — иллювиально-железисто-гумусовые маломощные подзолы с почвенным профилем до 60—80 см и подзолистым горизонтом глубиной до 20—25 см. Уровень грунтовых вод в августе не выше 2.5 м.

Фитоценотическое своеобразие сосновых лишайниковых редколесий определяется комплексностью их напочвенного покрова. Ильина (Растительный покров..., 1985) справедливо указывала, что одной из причин комплексности являются эоловые процессы, чему способствует низкая полнота древостоев. На поверхностях, где распространены редколесья, повсеместно отмечены как следы древних эоловых процессов, так и современные котлы выдувания и горизонты аккумулированного эолового песка. Особенностями их местоположений, приуроченных к открытым ветру поверхностям, определяются невысокая мощность снегового покрова и большая глубина промерзания почв.

Можно рассмотреть два уровня комплексности — «мезо» и «микро». Мезоуровень определен древостоем (приствольные и подкроновые участки) и дефляционными процессами (котловины выдувания различных возраста и стадии зарастания).

Подкроновое пространство, как правило, сплошь занято синузией Vaccinium vitis-idaea + Cladina stellaris с участием других видов лишайников и мхов (*Pleurozium schreberi, Dicranum polysetum*). Здесь же концентрируется возобновление древостоя, чем отчасти определяется встречающееся куртинное размещение молодых поколений сосны. В подкроновых участках также накапливается подрост и происходит формирование молодых деревьев кедра. Последнее характерно для сообщества придолинных зандров. Достигнув определенного возраста, особи кедра начинают конкурировать с сосной и впоследствии вызывают ее угнетение и отпад в микрогруппах совместного произрастания.

Дефляционные воронки различных стадий зарастания являются вторым элементом мезокомплексности сообщества. При затухании эоловых процессов в воронках накапливается хвойный опад, поселяются ряд видов трубчатых кладоний (*Cladonia pyxidata, C. coccifera* и др.), *Polytrichum pilliferum* и отдельные виды накипных лишайников (не определены), образующих корку непосредственно на песке.

На остальной поверхности отчетливо выражена микрокомплексность, или пятнистость. Округлые пятна около 20 см в диам. образованы подушками из спутанных кладин (*Cladina mitis, C. stellaris, C. rangiferina*), цетрарий (*Cetraria islandica, C. cucullata, C. nivalis*), отдельных кладоний, полуразложившегося сухого лишайникового торфа и хвойного опада. Подушки сильно насыщены песком, почти не закреплены на почве, лежат на небольших повышениях эолового наноса и окружены прилежащим к ним валиком из песка (рис. 1).

Пространство между подушками занято синузией из кладоний (*Cladonia coccifera, C. deformis, C. uncinalis, C. verticillata*), *Sphaerophorus fragilis,*

ТАБЛИЦА 2

Характеристика ассоциаций: 1 — Sphaerophoro-Pinetum; 2 — Cladonio-Pinetum (субассоциаций: 2.1 — cladinetosum stellaris, 2.2 — pleurozietosum); 3 — Pleurozio-Pinetum; 4 — Sphagno compacti-Pinetum (фаций: 4.1 — cladinetosum rangiferi, 4.2 — cladinosum stellaris, 4.3 — pleuroziosum)

Диагностические виды	Ассоциации						
	1	2		3	4		
		2.1	2.2		4.1	4.2	4.3
	число описаний						
	7	10	18	89	6	10	10
	Д. в. ассоциации 1						
Polytrichum piliferum	V	II	I				
Sphaerophorus fragilis	V		II				
Festuca ovina	IV	I	I	II			
	Д. в. ассоциаций 1 и 2						
Cladonia sp. sp.	1/V	II	IV	I	II	II	II
Cetraria islandica	III	IV	IV	I	IV	IV	I
C. nivalis + *C. cucullata*	IV	IV	I	I	III	II	
Arctostaphylos uva-ursi	II	III	III	I			
	Д. в. ассоциации 3						
Polytrichum juniperinum	III	II	IV	III			
Solydago virgaurea			I	II			
Juniperus communis				II			
Calamagrostis lapponica	I		II	III	I		I
Antennaria dioica			I	I			
Diphasiastrum complanatum				I			
	Д. в. ассоциации 4						
Carex globularis	I			I	V	V	V
Betula nana	II	II		I	V	IV	IV
Sphagnum compactum					IV	V	V
Andromeda polifolia					1/V	V	IV
Polytrichum commune		I	I	I	IV	V	V
Sphagnum nemoreum					V	1/V	II
	Д. в. класса Vaccinio-Piceetea						
Pinus sylvestris (*a*)	2/V	4/V	5/V	4/V	2/V	2/V	3/V
P. sylvestris (*b*)	10/V	10/V	10/V	6/V	9/V	10/V	9/IV
Empetrum nigrum s. l.	IV	V	V	V	1/V	IV	V
Vaccinium uliginosum	IV	I	III	IV	1/V	V	1/V
V. myrtillus		II	III	1/V	1/V	V	1/V
V. vitis-idaea	1/V	1/V	1/V	1/V	V	V	1/V
Pleurozium schreberi	I	II	V	5/V	V	IV	4/V
Dicranum polysetum + *Dicranum* sp. sp.	I	II	IV	IV	IV	IV	IV
	Д. в. класса Salici-betuletea nanae						
Ledum palustre	IV	IV	V	1/V	1/V	1/V	1/V
Cladina mitis + *C. arbuscula*	1/V	V	2/V	1/V	1/V	IV	1/V
C. stellaris	3/V	8/V	4/V	5/V	2/V	8/IV	2/V
C. rangiferina	3/V	V	2/V	1/IV	2/V	IV	II
	Прочие виды						
Larix sibirica (*a*)	I	II	I	1/III	III	III	IV
L. sibirica (*b*)	I	I	I	1/III	I	I	I
Betula pybescens (*a*)	I	I	I	1/III	II	I	II

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Диагностические виды	Ассоциации						
	1	2		3	4		
		2.1	2.2		4.1	4.2	4.3
	числю описаний						
	7	10	18	89	6	10	10
Betula. pubescens (*b*)	I	I	II	II	1/IV	I	1/IV
Stereocaulon paschale	I	I		I			
Hylocomium splendens			I	I			
Polytrichum strictum					I	I	II
Oxicoccus microcarpus					I	I	I
Sphagnum fuscum					III		II
Cetraria sp. sp.							

Примечание. Обилие видов (числитель) показано в десятках процентов проективного покрытия. Для древесных пород основного яруса (*a*) в числителе показана полнота в баллах, для подроста (*b*) — единицы состава. Встречаемость видов (знаменатель) показана в баллах: I — до 20%, II — 20—40, III — 40—60, IV — 60—80, V — более 80%. Для видов с встречаемостью менее 40% обилие не показано.

ТАБЛИЦА 3

Древостои соснового лишайникового редколесья 70 лет, Va класса бонитета

Ярус	Состав	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, см	Число, шт./га	Сумма площадей сечений стволов, м²/га	Запас, м³/га	Полнота
I	8С	70	7	11	440	3.9	16.2	
	2К	70	6	8	114	0.6	3.8	
	+ С Ед. Л, Б	165	11	38	—	—	0.1	
В целом по ярусу		70	7		555	4.5	20.1	0.29
Подрост	10С Ед. К, Б, Л	20	0.5		4080			

Polytrichum piliferum и накипных лишайников подобно участкам зарастающих дефляционных понижений. Именно здесь находят свою экологическую нишу дифференциальные виды ассоциаций, отличающие ее от лишайниковых боров ассоциации Cladonio-Pinetum.

Редколесья подвержены пожарам, так же как и сосновые леса лишайниковой группы, хотя пятнистый характер напочвенного покрова и разреженность древостоя сильно затрудняют распространение огня. На пробной площади, заложенной в одном из таких редколесий, подсушины на стволах образовались в результате пожаров 1866 и 1913 гг. Здесь же возле отдельных дефляционных воронок из-за интенсивной аккумуляции эолового песка в почве отчетливо выделяются два горизонта углей, разделенных эоловым наносом в 13 см. Верхний, более молодой горизонт перекрыт наносом в 8 см, на котором развит нормальный лишайниковый покров, свойственный редколесьям. Это свидетельствует о том, что эоловые процессы наиболее интенсивны в период, непосредственно следующий за пожаром, когда полнота древостоя минимальна. Впоследствии по мере восстановления древостоя скорости ветра снижаются и поверхность песка закрепляется лишайниками. Наступает период беспожарного развития сообщества, когда все еще низкая полнота древостоя и комплексный характер надпочвенного покрова сохраняют сообщество от пол-

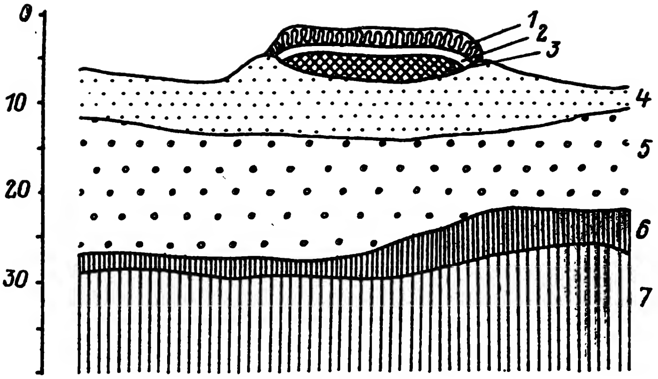


Рис. 1. Строение лишайниковой подушки.

1 — кустистые лишайники; 2 — сухой опад, хвоя, насыщенные песком; 3 — гнилой опад, лишайниковый торф, насыщенные песком; 4 — нерасчлененные эоловый нанос и гумусовый горизонт, насыщенные углем; 5 — подзолистый горизонт (A_2); 6 — иллювиальный сильноожелезенный горизонт (B_1); 7 — иллювиальный горизонт (B_2). По вертикальной оси — глубина, см.

ного выгорания. Следующий сплошной пожар может произойти, лишь когда наступит смыкание пятен лишайников и накопится достаточное количество древесного опада. Надо полагать поэтому, что описываемые редколесья в определенные периоды развития проходят и лесную стадию с более густыми древостоями и сплошным лишайниковым покровом.

Для такой ситуации, возможно, характерны сообщества ассоциации Cladonio-Pinetum субассоциации cladinetosum stellaris. За счет смыкания лишайниковых пятен исчезает пространство экологических ниш *Sphaerophorus fragilis, Polytrichum piliferum*. Сильно сокращается обилие трубчатых кладоний. Все это характерно для последней ассоциации. Динамическая связь ассоциации Sphaerophoro-Pinetum с ассоциацией Cladonio-Piretum cladinetosum stellaris подтверждается также и следующими фактами. Уже упоминалось, что в подкроновом пространстве часто формируется кедровый подрост, впоследствии замещающий сосновые деревья в каждой такой парцелле. Этот процесс документирован на пробной площади, где зафиксированы все возможные варианты и стадии такого замещения. Надо предполагать, что при достаточно продолжительном беспожарном периоде возможно и полное замещение соснового древостоя кедровым. На дефляционном склоне придолинных зандров, в непосредственной близости от пойменных кедровых лесов, что обеспечивает богатый источник семян кедра, переносимых птицами и другими животными, описаны такие сообщества — лишайниковые кедрачи, по фитоценологии относящиеся именно к ассоциации Cladonio-Pinetum.

Формирование лишайниковых кедрачей — лишь один из вероятных путей развития лишайниковых сосновых редколесий на придолинных зандрах. На профиле, пересекающем долину р. Катаписехан (рис. 2), можно отчетливо выделить два типа местообитаний описываемых сообществ: *а* — приречные дефляционные склоны долинных зандров на средне- и мелкозернистых песках, *б* — приподнятые пологие элементы рельефа зандровых равнин на междуречьях с эоловым, преимущественно аккумулятивным, пылеватым мелкозернистым песком, подстилаемым суглинком. Каких-либо различий между сообществами на первых (табл. 1, описания 5—7) и на вторых местообитаниях (табл. 1, описания 1—4) не обнаружено. Фитоценотическое сходство сообществ определяется недостаточностью увлажнения обоих типов местообитаний при достаточном дренаже почв (уровень грунтовых вод не ближе 2 м к поверхности) и сходным ветровым режимом на наиболее приподнятых и открытых в долину участках. Однако в связи с разницей в местоположениях

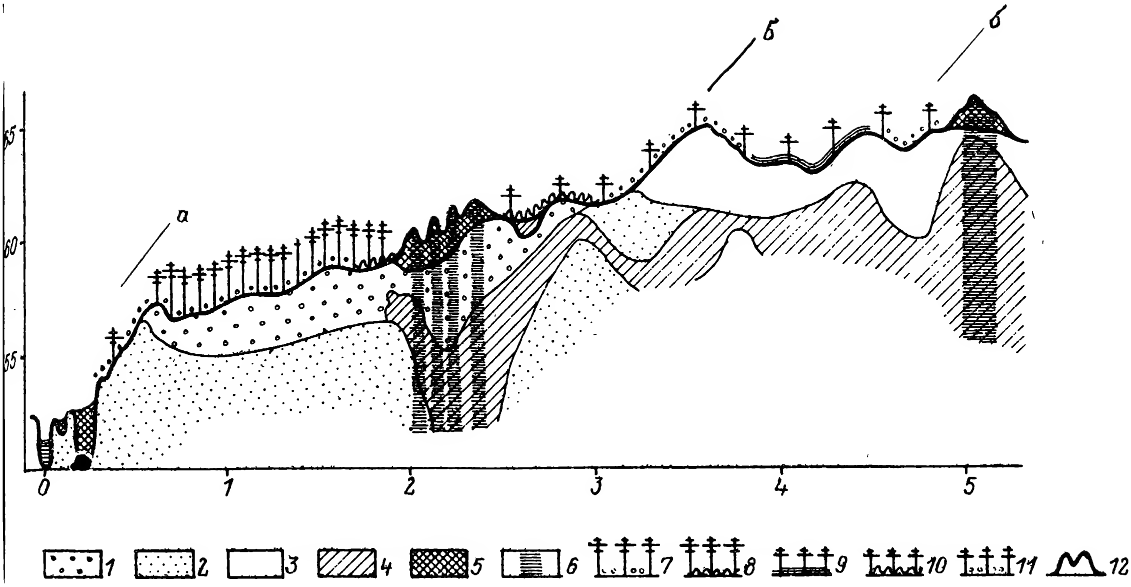


Рис. 2. Местообитания сосновых лишайниковых редколесий в долине р. Катаписехан на дефляционных склонах долинных зандров (*а*) и на эоловых аккумулятивных песках зандровых равнин междуречий (*б*).

Геологический разрез: *1* — пески средней крупности с мелкой галькой; *2* — пески мелкие; *3* — пески пылеватые, мелкие с галькой; *4* — мягкопластичные суглинки; *5* — торф; *6* — мерзлые грунты. Растительный покров: *7* — сосняки лишайниковые; *8* — сосняки сфагново-лишайниковые; *9* — заболоченные сосновые редины; *10* — сосновые сфагново-лишайниковые редколесья; *11* — сосновые лишайниковые редколесья; *12* — плоскобугристые болота. По вертикальной оси — высота над уровнем моря, м; по горизонтальной — расстояние от реки, км.

уже предполагаются различия в вероятных потенциях длительно-временных смен сообществ в отсутствие пожаров. На приречных местообитаниях высока вероятность формирования лишайниковых кедрачей в условиях относительно хорошей доступности семенного банка; существенно меньше такая вероятность для удаленных местообитаний между речными зандровыми долинами.

Существование различий динамических потенций можно предполагать, основываясь и на сопоставлении литологии поверхностных отложений. Коэффициент фильтрации средне- и мелкозернистых песков придолинных зандров варьирует от 3 до 6 м в сутки. Тот же показатель для пылеватых эоловых аккумулятивных песков междуречных зандровых равнин в 3 раза меньше (0.6—1.7 м/сут). Такая существенная разница в скорости просачивания влаги (соответственно будут различными и величины капиллярного поднятия) обусловит и разную реакцию сообществ данных местообитаний, например, на климатические вариации количества летних осадков или на локальное повышение уровня грунтовых вод, хотя в современных условиях и те и другие пески одинаково успешно обеспечивают отток излишков влаги.

Рассмотрим далее сфагново-лишайниковые редколесья. Их местообитания характеризуются иными эдафическими условиями, и прежде всего высокими грунтовыми водами, которые имеют подпорное происхождение или залегают на локальном водоупоре. Их уровень в таких местообитаниях в августе 1987 г. не наблюдался ниже 3 м, а в среднем по 14 разрезам он составил 1.4 ± 0.2 м. Только в двух разрезах грунтовые воды отмечены на глубине более 4 м, но здесь поверхностные отложения были целиком супесчано-суглинистыми и необходимая избыточность влаги обеспечивалась их влагоудерживающей способностью.

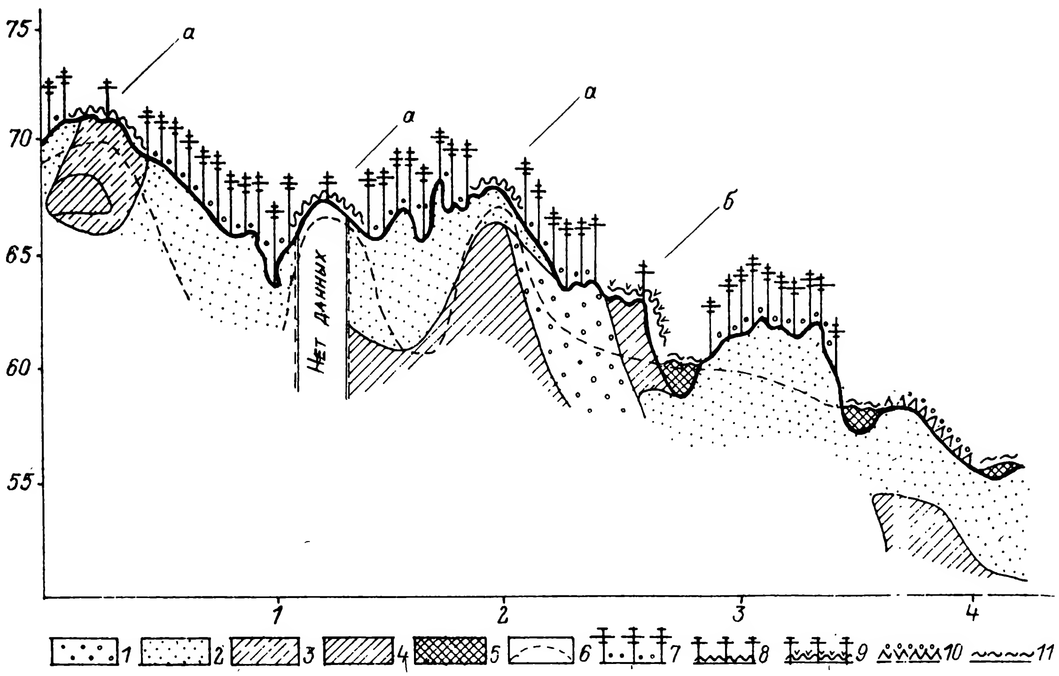


Рис. 3. Местообитания сосновых сфагново-лишайниковых редколесий, связанные с высокими грунтовыми водами (*а*) и с водоудерживающей способностью верхних почвенных горизонтов (*б*).

Геологический разрез: *1* — среднезернистые пески; *2* — мелкозернистые пески; *3* — супеси; *4* — суглинки; *5* — торфяные отложения; *6* — уровень грунтовых вод в августе 1987 г. Растительный покров: *7* — лишайниковые сосняки; *8, 9* — сосновые сфагново-лишайниковые редколесья с доминированием звездчатой кладины (*8*) и зеленых мхов (*9*); *10* — кустарничково-лишайниково-моховая тундра; *11* — сфагновые болота переходного типа. По вертикальной оси — высота над уровнем моря, м; по горизонтальной — расстояние, км.

Другая особенность местообитаний сфагново-лишайниковых редколесий — обязательное наличие в их разрезах хотя бы прослоя супесей или суглинков в верхнем 5-метровом слое. Супеси и суглинки залегают довольно близко к поверхности, в 88% случаев они наблюдались на глубине менее 2 м, а в 75% — менее 1 м. Эти же особенности присущи местообитаниям произрастающих в сочетании с ними лишайниковых редколесий и лесов, что хорошо видно на участке профиля (рис. 3), пересекающего низкую водоледниковую равнину.

Еще одна особенность их местообитаний связана с положением редколесий на выпуклых, хорошо продуваемых местах. Действующими факторами в этом случае являются неглубокий снеговой покров, большая глубина промерзания почв и, как следствие, медленное и неравномерное оттаивание почв весной. Этим местообитания редколесий отличаются от местообитаний зеленомошно-лишайниковых лесов, которым столь же свойственны наличие супесей в верхних слоях поверхностных отложений и нередко высокий уровень грунтовых вод.

Таким образом, существование сосновых сфагново-лишайниковых редколесий зависит от сочетания высокого уровня грунтовых вод с наличием супесей или суглинков в верхних слоях поверхностных отложений и от положения на хорошо продуваемых открытых местах. Глубокое промерзание влажной почвы особенно неблагоприятно влияет на существование сосновых древостоев, а высокие грунтовые воды обеспечивают гидроморфизм напочвенного покрова.

Сосновые сфагново-лишайниковые редколесья флористически выделены в самостоятельную ассоциацию (табл. 2). Диагностические виды указывают на близость этих сообществ к болотным олиготрофным и надежно отличают их от лесных. От болотных и синтаксономически близких к ним тундровых сообществ ассоциация отличается постоянным присутствием *Sphagnum compactum*, лесных видов *Polytrichum commune, Dicranum polysetum, Cetraria islandica, Pleurozium schreberi, Vaccinium uliginosum, V. myrtillus* и отсутствием *Oxicoccus microcarpus, Rubus chamaemorus, Chamaedaphne caliculata, Eriophorum vaginatum*. Таким образом, сфагново-лишайниковые сосновые редколесья являются не простой суммой тундровых и лесных видов, а имеют особенную собственную флористическую композицию.

Напочвенный покров рассматриваемых сообществ отличается комплексностью. Ее генезис связан с процессами зимнего промерзания и неравномерного протаивания грунта весной, с мерзлотными процессами, хотя многолетняя мерзлота в данных местообитаниях не зафиксирована. Комплексность обусловлена микрорельефом грунта, так как мощность торфяного горизонта, как правило, не выше 10 см. Кустарничково-мохово-лишайниковая синузия занимает 95% площади, включая подкроновые и приствольные участки, и располагается на повышениях или на сплошной основной поверхности, осложненной мелкими (в поперечнике до 0.5, редко — до 1.0 м) западинами и вымочками. По краям западин поселяются *Sphagnum nemoreum*, по днищам — чистый *Sphagnum compactum* или в сочетании с *Drepanocladus fluitans* и печеночными мхами. Именно эти виды и соответственно эти микроместообитания определяют своеобразие рассматриваемой ассоциации. Вымочки занимают не более 10—20% поверхности, как правило, сильно переувлажнены в весенний период, но по мере оттаивания грунта растительность в них подсыхает и образуется сухой плотный покров из мхов. В сообществах с более густым древостоем промерзание происходит не каждый год в связи с более глубоким снежным покровом. Ряд более мягких зим может привести к смене в отдельных микропонижениях покрова из мхов покровом из кладоний и цетрарий, поселяющихся сверху мохового торфа.

В рамках ассоциации выделяют три фации по доминированию в напочвенном покрове: 1) Sphagno compacti—Pinetum pleuroziosum с покрытием из *Pleurozium schreberi* не менее 30% (табл. 4, описания 1—4); 2) Sphagno compacti—Pinetum cladinetosum rangiferini с общим покрытием *Cladina mitis, C. rangiferina* не менее 20% (табл. 4, описания 5—8); 3) Sphagno compacti—Pinetum cladinosum stellaris с покрытием *Cladina stellaris* не менее 70% (табл. 4, описания 9—12).

Данные фации не имеют собственных диагностических видов. Различия условий их местообитания неотчетливы. Фация 3 чаще встречается на средне- и мелкозернистых песках, но может встречаться на супесях и суглинках; фация 1 — чаще на суглинках и супесях или на песках с прослоями последних. Их различия скорее объясняются условиями снегонакопления и ветрового режима в зимний период. Это подтверждается и тем, что в сообществах с *Pleurozium schreberi* не встречены такие нивальные виды, как *Cetraria nivalis, C. cucullata*. Отдельные сообщества фаций 1 и 2 отмечены в краевой части лесных массивов по границе с болотами, чего не отмечается для фации 3.

Древостои низкие (7—10 м) и тоже не имеют существенных различий между фациями по полноте и составу, производительность заметно возрастает от фации 3 (средний класс бонитета 6.7 (Va—Vб)) к фации 1 (средний класс бонитета 5.8 (V—Va)). Полнота древостоев большинства сообществ очень низкая и значительно варьирует внутри фаций. В отдельных случаях — на переходе леса и болота — сумма площадей сечений (на высоте груди) достигает 16—23 м^2/га (полнота 0.5—0.8). Такие сообщества могут рассматриваться в категории лесов. Собственно редколесья с полнотой 0.3 и менее занимают выделы, более значительные по площади, чередующиеся с лишайниковыми лесами, редколесьями.

ТАБЛИЦА 4

Характеристика ассоциации Sphagno compacti—Pinetum

Древостой и диагностические виды	**Номера описаний**											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Древостой по преобладающему поколению												
Преобладающая порода	С	С	С	Л	С	С	С	С	С	С	С	С
Класс бонитета	V	V	Va	Vб	Va	Vб	V	V	Vб	Va	Va	Vб
Возраст, десятки лет	7	7	7	11	14	16	12	6	17	7	10	10
Общая полнота, ×10	7	4	1	—	2	1	3	5	3	2	3	1
Поколение возрастом 90 лет и более												
Возраст, десятки лет	16	18	16	11	14	16	17	16	17	10	10	10
Сумма площадей сечений, м^2	1	4	—	—	6	3	12	2	6	—	7	2
Полнота, ×10	—	1	—	—	2	1	3	1	3	—	3	1
Запас, декастры	1	3	—	—	3	2	9	1	3	—	3	1
Состав:												
сосна	9	7	10	4	10	9	10	10	10	10	10	9
лиственница	1	3	—	6	—	1	+	—	+	+	+	1
береза	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Поколение возрастом до 90 лет												
Возраст, десятки лет	7	10	7	—	7	7	7	6	9	7	—	5
Сумма площадей сечений, м^2	16	10	1	—	—	1	1	10	—	3	—	—
Полнота, ×10	17	3	1	—	—	—	—	4	—	2	—	—
Запас, декастры	8	6	1	—	—	—	—	5	—	1	—	—
Состав:												
сосна	10	10	10	—	10	10	10	10	10	10	—	10
лиственница	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
береза	+	—	+	—	+	—	+	—	—	+	—	—
Подрост												
Число стволов, тыс. шт./га	1	3	3	—	6	1	15	5	4	2	1	2
Состав:												
сосна	5	8	9	—	10	10	10	8	10	10	10	10
лиственница	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
береза	5	2	1	—	+	+	—	2	+	—	—	—
ель	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
кедр	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Д. в. ассоциации												
Carex globularis	5	—	1	5	5	1	1	1	1	1	5	1
Betula nana	1	5	5	5	1	1	—	—	1	5	1	5
Sphagnum compactum	—	—	1	1	1	5	1	5	5	1	1	1
Andromeda polifolia	—	—	1	1	1	5	1	5	5	1	1	1
Polytrichum commune	5	5	5	1	5	5	1	5	5	1	—	—
Sphagnum nemoreum	1	10	5	30	5	1	1	1	5	5	1	1
Д. в. класса Vaccinio-Piceetea												
Empetrum nigrum s. l.	1	5	10	1	10	10	10	5	5	1	5	1
Vaccinium uliginosum	10	10	10	20	5	10	5	5	10	10	5	5
V. myrtillus	5	5	5	5	10	10	5	10	1	1	10	1
V. vitis-idaea	5	10	5	10	10	5	5	5	5	5	5	5
Pleurozium schreberi	60	50	30	30	5	1	1	10	5	5	—	1
Dicranum polysetum + *Dicranum* sp. sp.	5	5	10	1	10	5	—	5	1	1	5	10
Д. в. класса Salici-betuletea nanae												
Ledum palustre	10	10	5	5	5	10	15	10	10	10	15	10
Cladina mitis + *C. arbuscula*	10	5	5	5	5	10	30	20	5	5	5	1
C. stellaris	10	5	30	5	20	10	30	30	70	70	80	80
C. rangiferina	5	—	5	—	20	10	20	10	5	1	1	1

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Древостой и диагностические виды	Номера описаний											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Прочие виды											
Cetraria sp. sp.	1	1	—	—	1	1	1	1	—	—	—	—
Cladonia sp. sp.	5	—	1	—	5	1	—	—	—	1	—	—
Cetraria islandica	5	—	1	—	10	1	—	—	1	1	1	5
C. nivalis + *C. cucullata*	—	—	—	—	10	—	1	—	—	—	1	—
Calamagrostis lapponica	—	—	1	1	—	—	—	1	—	—	—	—
Polytrichum strictum	—	10	—	5	—	—	—	—	1	—	—	—
Sphagnum fuscum	—	—	—	5	—	1	—	—	5	—	—	—
Печеночные мхи	—	—	5	1	1	—	1	—	—	—	—	—

Примечание. Кроме того, встречены *Rubus chamaemorus* (описание 4), *Eryophorum vaginatum* (4), *Sphagnum angustifolium* (4, 5), *Aulacomnium palustre* (4), *Drepanocladus* sp. sp. (3), *Equisetum sylvaticum* (10), *Rosa acicularis* (2), *Peltigera canina* (4), *Oxicoccus microcarpus* (4, 9).

Редколесья подвержены пожарам. Это также влияет на строение и состав древостоев. В младших поколениях и в подросте, кроме сосны, обычна береза. В поколениях старше 100 лет значительно присутствие лиственницы, более устойчивой к огню; она нередко преобладает в низкополнотных сообществах. Возобновление, как правило, слабое (2—3 тыс. шт./га), редко достигает 10—15 тыс. шт./га. Таким образом, эти редколесья не имеют надежных потенций к смене их лесными сообществами.

Опираясь на изложенные факты, можно сделать ряд выводов, касающихся классификации рассмотренных редколесий с позиций различных типологических подходов.

Фитоценотическое своеобразие сосновых лишайниковых редколесий, связанное с комплексностью напочвенного покрова, обусловлено спецификой эоловых процессов, локальной дефляцией и своеобразной дифференциацией аккумулирующего песка в пространстве сообщества. Все это определяет существование экологических ниш для дифференциальных видов, позволяющих выделить эти редколесья в одну ассоциацию с флористической точки зрения.

Из-за периодически повторяющихся пожаров можно выделить ряд смен в рамках 50—70-летнего восстановительного цикла: 1) послепожарное состояние с активизацией эоловых процессов; 2) беспожарный период с выраженной комплексностью напочвенного покрова и редкостойным древостоем; 3) лесная фаза с сомкнутым ярусом лишайников и среднеполнотным древостоем. Это дает основания рассматривать данные редколесья лишь как фазу коротковосстановительных смен, в заключительной стадии которых наиболее вероятны сообщества лишайниковых сосняков ассоциации Cladonio-Pinetum субассоциации cladinetosum stellaris, формирующиеся при продолжительности беспожарного периода более 70—100 лет. С точки зрения традиционной типологии (Сукачев, 1972), учитывая биологическую равноценность местообитаний, сходную восстановительную способность и направленность смен в рамках коротковременнбго цикла, данные редколесья можно выделить как определенный тип леса (тип лесного биогеоценоза), а совокупно с ассоциацией Cladonio-Pinetum и послепожарной стадией — цикл типов леса, как это рекомендует, например, В. Н. Смагин (1985).

Рассматриваемые лишайниковые редколесья имеют два типа местообитаний, различающихся как местоположением, так и характером поверхностных отложений. Этим определяются различные динамические потенции длительновременных смен при условии отсутствия пожаров более 200—400 лет или при возможных климатических трендах. С точки зрения генетической типологии (Колесников, 1958) следует выделить два различных типа леса: кедрово-сосновые лишайниковые леса приречных дефляционных склонов долинных зандров и сосновые лишайниковые леса зандровых равнин междуречий. Одна и та же ассоциация — Sphaerophoro-Pinetum — будет определять соответствующие типы насаждений (Колесников, 1958) в обоих типах леса. Классификационный объем полученных категорий при этом будет соответствовать единицам, получающимся в результате применения перекрестного метода, предлагаемого В. Н. Федорчуком, С. А. Дыренковым (1975), что частично подтверждает его правомерность и перспективность в лесотипологических исследованиях.

Для лесотипологической оценки рассматриваемых сфагново-лишайниковых редколесий важны следующие факторы. Во-первых, флористическая и фитоценотическая общность сообществ ассоциации сосновых сфагново-лишайниковых редколесий определяется биологической равноценностью местообитаний: зимний ветровой режим, высокие грунтовые воды, супесчано-суглинистые прослои в песках. Такое сочетание условий наблюдается на геоморфологически различных поверхностях с различными поверхностными отложениями. Во-вторых, редколесья в целом не проявляют потенций к смене их лесными сообществами, но имеются ситуации, когда в экотонных условиях на переходе между лесом и болотом формируются лесные сообщества этой ассоциации. В-третьих, сообщества редколесий различаются доминантами в напочвенном покрове, что коррелирует с производительностью древостоев и, по-видимому, связано с условиями снегонакопления.

Совокупность этих факторов свидетельствует о биогеоценотической гетерогенности флористической ассоциации, что позволяет выделять внутри нее три типа редколесий согласно фациям cladinosum stellaris, cladinetosum rangiferini, pleuroziosum. В рамках фации cladinosum stellaris целесообразно выделить в отдельные типы сообщества на песках и сообщества на супесчано-суглинистых почвах, а в двух других фациях, кроме того, в отдельные типы (типы леса) — сообщества с высокой полнотой древостоев. Такая типология слишком дробна и в ряде случаев может оказаться практически неудобной. Поэтому в первом приближении можно пользоваться ассоциацией, выделенной в описанном объеме, но при долгосрочном прогнозировании развития и при оценке хозяйственного воздействия необходим учет всего типологического разнообразия.

Приведенные материалы показывают своеобразие северотаежных редколесий, проявляющееся в условиях местообитаний, в комплексности напочвенного покрова и в специфике флористической композиции. Лимитирующим фактором существования древесных пород в условиях сфагново-лишайниковых редколесий является ветровой режим в зимний период. Собственно эдафические условия здесь не ограничивают производительность и полноту древесного яруса, что видно на примере отдельных лесных сообществ данной ассоциации. Таким образом, сосновые сфагново-лишайниковые редколесья — форма лесной растительности, образующаяся при прочих равных эдафических условиях в данном подзональном климате под воздействием ветра при слабом снегонакоплении на определенных местоположениях.

Сосновые лишайниковые редколесья являются своеобразной стадией лесообразовательного процесса, ограниченного пожарным воздействием и интенсивным эоловым перевеиванием песка. Их потенциальным состоянием являются сосновые лишайниковые боры Cladonio-Pinetum cladinetosum stellaris, а на дефляционных склонах зандров — лишайниковые кедрачи той же ассоциации.

Сравнение флористической и лесотипологической классификаций показывает, что флористический метод — полезный и необходимый, но явно недостаточный инструмент лесотипологических исследований. Даже при достаточно «тонких» флористических различиях ассоциаций последние получаются шире и не раскрывают всего лесотипологического разнообразия сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильина И. С., Лапшина Е. И. и др. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта. М. 1 : 1 500 000 / Под ред. И. С. Ильиной. М., 1976. 4 л.

Колесников Б. П. Пути построения генетической классификации типов леса // Тр. по лесному хозяйству Сибири. 1958. Вып. 4. С. 99—101.

Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, 1985. 251 с.

Смагин В. Н. Принципы лесорастительного районирования и классификации типов леса // Современные проблемы лесной типологии. М., 1985. С. 44—51.

Сукачев В. Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Избр. тр. Л., 1972. 418 с.

Федорчук В. Н., Дыренков С. А. Выделение и распознавание типов леса. Л., 1975. 55 с.

Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева
СО РАН
Новосибирский филиал

Получено 10 VII 1990

SUMMARY

Two associations of pine open woodlands were revealed in the north of taiga zone of West Siberia: Sphaerophoro-Pinetum and Sphagno compacti-Pinetum. The first one is conditioned by aeolian processes and by fires. This type of open woodlands is considered as a stage of forest forming process which terminates by lichen pine forests or lichen *Pinus sibirica* forests on deflation slopes of river valleys. The second one is typical for open windy sites with near ground waters, small snow accumulation and deep soil freezing.

УДК 581.526 (235.4)

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 4

С. В. Осипов

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ОСЕВОЙ ЧАСТИ ХРЕБТА ЯМ-АЛИНЬ (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК, АМУРО-УДСКОЕ МЕЖДУРЕЧЬЕ). ТИПЫ ФИТОЦЕНОЗОВ

S. V. OSIPOV. THE VEGETATION COVER OF THE AXIAL PART OF THE YAM-ALIN MOUNTAIN RANGE (FAR EAST, THE AMUR-UDA INTERFLUVE). TYPES OF PHYTOCOENOSES

Охарактеризована лесная, стланиковая, кустарниковая, луговая, травяно-пустошная, травяно-болотная, мохово-болотная и тундровая растительность. Приведена схема эколого-фитоценотических рядов.

Буреинское нагорье, к которому принадлежит хр. Ям-Алинь, расположено на стыке Маньчжурии, Охотии и Восточной Сибири. В лесных ландшафтах господствуют летнехвойные (*Larix gmelinii* [1]) и темнохвойные (*Picea ajanensis* с участием *Abies nephrolepis*) леса. Водораздельные части горных хребтов представляют собой высокогорья гольцового типа. (Геоботаническая карта СССР, 1954; Карта растительности бассейна Амура, 1968; Корреляционная эколого-фитоценотическая карта, 1977).

Для этой части региона характерны большие градиенты океаничности—континентальности (Иванов, 1959), наблюдаются сезонные смены океанических (преобладают в теплое время года) и континентальных (преобладают в холодное время года) влияний (Полозова, 1954). В позднем плейстоцене—голоцене в этой части региона происходили существенные смещения ландшафтных зон и поясов, значительно менялось взаимодействие океанических и континентальных процессов (Никольская, Тимофеев, 1966; Короткий и др., 1988). Имело место оледенение (Чемеков, 1961; Ивашинников, Сазыкин, 1987, и др.).

---

[1] Названия сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

Хр. Ям-Алинь простирается в меридиональном направлении на 150 км. Преобладающие высоты 1600—1800 м над ур. м., максимальные — более 2000 м. Ширина хребта 60—80 км. Отчетливо выражена асимметрия его поперечного профиля: восточный склон расчленен на 200—300 м глубже, чем западный (Готванский, 1960; Геология СССР, 1966). Осевая часть хребта неоднородна: ландшафты меняются от таежно-гольцового среднегорья до массивного высокогорья с плоскими вершинными поверхностями и альпинотипного высокогорья с гребневидными вершинами.

Имеющиеся в литературе сведения дают довольно фрагментарное представление о растительности и растительном покрове подобных ландшафтов данной части региона (Амгунь-Селемджинская экспедиция..., 1934; Тильба, 1955, 1958; Никольская и др., 1958; Амурская тайна, 1969; Леса СССР, 1969; Себин, 1971; Атлас..., 1973; Доронина, 1973; Станюкович, 1973; Манько, Ворошилов, 1974а, б; Белов, Кротова, 1982; Байкало-Амурская..., 1983; Крылов, 1984; Крылов, Осипов, 1985; Короткий и др., 1987; Осипов, 1990, 1992; Шлотгауэр, 1990; Osipov, 1993; см. также отмеченные выше карты). Задача данной статьи — охарактеризовать растительность осевой части хр. Ям-Алинь.

Материал и методы

Полевые работы были проведены в 1982, 1984—1986 гг. Детально обследованы ключевые районы в истоках р. Селиткан и в верховьях р. Коврижка (правого притока р. Селиткан). Площадь районов соответственно 100 и 200 км^2, диапазон высот — от 900 до 1900 м над ур. м.

В основу сбора полевого материала положено почвенно-геоботаническое описание пробных площадей. Использовались пробные площади двух размеров: для характеристики лесов и редколесий — от 20 × 30 до 50 × 50 м, для характеристики другой растительности — 5 × 10 м, реже — меньших размеров. Пробные площади закладывались типическим и регулярным способами. Типический отбор использовался при хорошо выраженных закономерностях территориального сложения растительного покрова, регулярный — при слабо выраженных, неочевидных территориальных закономерностях. Описывались как однородные, так и различные неоднородные участки. Всего выполнено более 500 почвенно-геоботанических описаний пробных площадей. Кроме того, характеризовались более обширные участки растительного покрова и эколого-топографические профили, составлялись картосхемы растительного покрова.

В основу данной статьи положены описания тех пробных площадей, в растительном покрове которых наиболее мощный ярус сомкнут и однороден. Этот материал позволяет охарактеризовать разнообразие фитоценозов, а также некоторые другие типы фитоценотических систем (например, морфологически однородные сочетания и комплексы синузий), которые на основе морфологического описания невозможно отличить от фитоценозов (см.: Норин, 1979).

Синтаксоны выделены и охарактеризованы на основе эколого-фитоценотического подхода. В качестве основных, «сквозных» для рассматриваемого разнообразия растительности синтаксономических уровней приняты «тип растительности» и «группа ассоциаций». Для лесной, стланиковой и кустарниковой растительности выделены формации. По возможности выделены ассоциации, а характеристика некоторых групп ассоциаций дополнена константными видами.

Растительность

В осевой части хр. Ям-Алинь фитоценозами представлена лесная, стланиковая, кустарниковая, луговая, травяно-пустошная, травяно-болотная, мохово-болотная, тундровая растительность. Разными авторами эти синтаксоны рассматриваются в ранге типа растительности.

Лесная растительность

Лесная растительность представлена формациями *Picea ajanensis, Larix gmelinii, Betula lanata.* Кроме того, встречаются фрагменты пойменных лесов, образованные *Salix cardiophylla* и *Populus suaveolens.*

Ельники

1. Ельники зеленомошные. Преобладающая среди ельников по площади группа ассоциаций. Приурочены к средней и нижней частям склонов. В приводораздельной части хребта как в мягко очерченном, так и в сильно расчлененном среднегорье образуют обширные массивы на склонах разных экспозиций. В других условиях рельефа распространены небольшими участками, преимущественно по ложбинам склонов западной, южной и восточной экспозиций. Обычно на этом уровне склонов сочетаются с лиственничниками, а выше сменяются зарослями кедрового стланика.

Древостой V—Va классов бонитета. Сложен елью, обычно присутствует каменная береза, реже — лиственница. Высота древостоя (10) 12—18 м, сомкнутость 0.3—0.4, редко до 0.6. Подрост преимущественно еловый, количество — от нескольких сот до 1500—2000 (3000) шт./га. Может быть выражен ярус *Duschekia fruticosa* (*1.1 ельники ольховниково-рододендроново-зеленомошные*), *Pinus pumila* (*1.2 ельники кедровостланиково-рододендроново-зеленомошные*) или *Betula divaricata* (*1.3 ельники ерниково-рододендроново-зеленомошные*). Всегда выражен ярус *Rhododendron aureum* (при отсутствии более высокого подлеска — *1.4 ельники рододендроново-зеленомошные*). Хорошо выражен ярус зеленых мхов. Обычно его образует *Pleurozium schreberi.* В ельнике ольховниково-рододендроново-зеленомошном в качестве содоминанта или доминанта может выступать *Hylocomium splendens.* Среди константных видов довольно полно представлены виды подгольцовой и таежной эколого-ценотических групп.[2]

2. Каменноберезовые ельники разнотравные. Эта группа ассоциаций представлена небольшими участками на шлейфе склонов и в нижней части склонов при переходе в шлейф, часто южной экспозиции. Обычно сочетаются с ельниками зеленомошными (на этом же уровне и выше по склону) и разнотравными лугами (на шлейфе).

Эта группа представлена одной ассоциацией — *2.1 каменноберезовые ельники мохово-разнотравные.* Древостой IV—V классов бонитета. Обычно выделяются два полога. Сомкнутость верхнего, елового, полога 0.2—0.3, высота до 22 м. Сомкнутость нижнего полога, сложенного елью и каменной березой, — от незначительной до 0.7. Подрост еловый и березовый, в количестве от нескольких сот до 2000 шт./га. Подлесок слабо выражен, образован *Pinus pumila*, *Duschekia fruticosa*, *Sorbus sambucifolia*. Проективное покрытие травяного яруса 30—70%. Обильными могут быть *Calamagrostis purpurea*, *Sanguisorba sithensis*, *Veratrum oxysepalum*, *Aegopodium alpestre*, *Trollius uncinatus*, *Viola kusnezowiana*, *Aconitum umbrosum*, *Carex pallida*. Выражен моховой ярус небольшой вертикальной мощности, но имеющий проективное покрытие 30—70%. Его образуют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, а также *H. pyrenaicum*, *Drepanocladus uncinatus* и некоторые другие виды. Среди константных видов наиболее полно представлена таежная эколого-ценотическая группа. Многочисленны также виды субальпийской и луговой групп.

---

[2] Данные о содержании и видовом составе эколого-ценотических групп приведены в работе С. В. Осипова (1989).

Лиственничники

3. Еловые лиственничники зеленомошные. Встречаются довольно редко на склонах южной экспозиции.

Эта группа представлена одной ассоциацией — *3.1 еловые лиственничники кедровостланиково-рододендроново-зеленомошные.* Древостой IV—V классов бонитета. Дифференцирован на два полога. Высота верхнего полога 16—21 м, сомкнутость крон 0.2—0.4. Сложен лиственницей с участием (до 2 единиц) ели. Много валежа и лиственничного сухостоя. Высота второго полога 9—11 м, сомкнутость 0.1—0.2. Сложен елью с участием лиственницы и каменной березы. Количество подроста 1000—2000 шт./га, преобладает еловый подрост. Высокий подлесок имеет сомкнутость 0.4—0.5. Сложен *Pinus pumila* с участием *Betula divaricata* и других видов. Выражены ярусы *Rhododendron aureum* и *Pleurozium schreberi*.

4. Лиственничники зеленомошные. Леса этой группы ассоциаций преобладают по площади над лиственничниками других групп ассоциаций. Представлены на склонах разных экспозиций и крутизны и надпойменных уровнях долин.

Древостой (IV) V—Va классов бонитета. Сложен лиственницей, иногда с участием ели. Высота древостоя 10—20 м, сомкнутость 0.3—0.4 (0.6). Подрост лиственничный, до 1000 шт./га. Может быть развит высокий подлесок, в котором преобладает *Pinus pumila* (*4.1 лиственничники кедровостланиково-зеленомошные*) или *Betula divaricata* (*4.2 лиственничники ерниково-зеленомошные*). В сложении кустарничково-кустарникового яруса принимают участие *Rhododendron aureum*, *Phyllodoce coerulea*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* и другие виды (при отсутствии высокого подлеска — *4.3 лиственничники кустарничково-кустарниково-зеленомошные*). Моховой ярус образован *Pleurozium schreberi*. Среди константных видов полностью представлена подгольцовая эколого-ценотическая группа, много видов таежной и переходно-болотной эколого-ценотических групп.

5. Лиственничники сфагновые. Встречаются редко и небольшими участками в долинах и нижней части крутых склонов, среди лиственничных редколесий и зеленомошных лиственничников.

Эта группа представлена одной ассоциацией — *5.1 лиственничники травяно-сфагновые.* Древостой Va класса бонитета, высота 13 м, сомкнутость 0.3. Сложен лиственницей. Подрост лиственничный, 500 шт./га. В сложении травяного яруса участвуют *Carex globularis*, *Sanguisorba sithensis*, *Rubus* *arcticus*, *R. chamaemorus*, *Tilingia ajanensis*. *Sphagnum girgensohnii* образует сплошной моховой ярус.

6. Лиственничники вейниковые. Приурочены к поймам. Встречаются нередко небольшими участками.

Эта группа представлена одной ассоциацией — *6.1 лиственничники разнотравно-вейниковые.* Древостой IV—V классов бонитета. Образован лиственницей. Могут присутствовать ель, ива сердцелистная, тополь. Высота древостоя 17—24 м, сомкнутость крон 0.3—0.4. Подрост преимущественно лиственничный, до 1000 шт./га. Травяной ярус образован вейником (*Calamagrostis purpurea*) и разнотравьем (*Sanguisorba sithensis*, *Aegopodium alpestre*, *Aconitum karafutense*, *A. umbrosum*). В моховом ярусе обильны *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *H. pyrenaicum*. Среди константных видов наиболее многочисленны луговые. Несколькими видами представлены долинная, субальпийская, лесолуговая, подгольцовая группы.

Каменноберезняки

7. Каменноберезняки травяные. Приурочены к верхней части крутых склонов, где сочетаются с зарослями ольховника и кедрового стланика. Чаще образуют небольшие контуры.

Эта группа представлена одной ассоциацией — *7.1 каменноберезняки ольховниково-травяные.* Высота древостоя 7—8 м, сомкнутость крон 0.6—0.8. Подрост единичный. Подлесок образован *Duschekia fruticosa* с участием *Pinus pumila* и др. Травяной ярус образован *Calamagrostis purpurea*, *Dryopteris austriaca*, *Aruncus asiaticus*, *Angelica saxatilis*, *Aconitum umbrosum* и другими видами, фрагментарный моховой ярус — *Brachythecium* sp., *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium pyrenaicum* и др.

8. Еловые каменноберезняки травяные. Встречаются в верхней части крутых склонов, на седловинах, в цирках.

Эта группа представлена одной ассоциацией — *8.1 еловые каменноберезняки травяные.* В древостое выделяют два полога. Верхний полог имеет высоту 10—16 м и сомкнутость крон 0.1—0.2, сложен елью. Нижний полог имеет высоту 7—10 м и сомкнутость крон 0.5—0.7, сложен каменной березой с участием ели. Подрост еловый и березовый в количестве нескольких сот шт./га. Подлесок образован *Duschekia fruticosa*, *Pinus pumila*, *Sorbus sambucifolia*. Травяной ярус образован *Calamagrostis purpurea*, *Veratrum oxysepalum*, *Aconitum umbrosum*, *Sanguisorba sithensis* и другими видами. Фрагментарный моховой ярус образован *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium pyrenaicum*, *H. splendens* и др.

Видовой состав сообществ двух последних групп ассоциаций сходен. Среди константных довольно много видов субальпийской, луговой и таежной эколого-ценотических групп.

Стланиковая растительность

Кедровостланичники

9. Кедровостланичники зеленомошные. В верхней части подгольцового пояса формируют самостоятельную высотную полосу. Представлены на склонах разных экспозиций и крутизны, а также в седловинах и на платообразных водоразделах.

Очень широко распространена ассоциация *9.1 кедровостланичники рододендроново-зеленомошные.* Ярус кедрового стланика имеет высоту 1.3—2.5 м, сомкнутость 0.5—1.0. Хорошо выражены ярусы *Rhododendron aureum* и *Pleurozium schreberi*. Видовой состав малочисленный. Кроме названных видов, константными являются *Cetraria laevigata*, *C. cuculata*, *Cladina rangiferina*, *Ptilium crista-castrensis*, *Betula divaricata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Ledum macrophyllum*.

Редко встречаются фитоценозы другой ассоциации зеленомошной группы — *9.2 кедровостланичники кустарничково-зеленомошные*. Кустарничковый ярус образован *Phyllodoce coerulea* и *Cassiope erucoides*, моховой — *Pleurozium schreberi*.

10. Кедровостланичники лишайниковые. Встречаются обычно небольшими участками по каменным россыпям на склонах и шлейфах склонов.

Высота яруса кедрового стланика 0.7—1.4, сомкнутость 0.3—0.6. Кустарниково-кустарничковый ярус образован *Cassiope redowskii*, *Rhododendron aureum*, *Vaccinium vitis-idaea* и др., лишайниковый — *Cladina stellaris* и (или) *C. rangiferina*. Моховой ярус не выражен.

Кустарниковая растительность

Кустарниковая растительность представлена формациями *Duschekia fruticosa*, *Salix udensis*, *S. krylovii*, *Betula divaricata*, *B. exilis*.

11. Ольховники травяные. Приурочены к крутым склонам, а также встречаются в поймах узких долин истоков рек. Чаще образуют небольшие контуры.

Эта группа представлена двумя ассоциациями — *11.1 ольховники травяные* и *11.2 ольховники кустарниково-травяные*. В обеих ассоциациях ярус ольховника имеет высоту 2—3.5 м, сомкнутость 0.7—1.0. В первой ассоциации выражен травяной ярус, сложенный *Calamagrostis purpurea*, *Aruncus asiaticus, Veratrum oxysepalum*, *Sanguisorba sithensis* и др. Во второй ассоциации выражен кустарниково-травяной ярус, образованный теми же видами трав, а также *Rhododendron aureum* и *Spiraea beauverdiana*, есть фрагментарный моховой ярус из *Pleurozium schreberi*, *Drepanocladus uncinatus* и др.

12. Ивняки вейниковые. Расположены вдоль русел в верховьях рек небольшими контурами.

Эта группа представлена одной ассоциацией — *12.1 ивняки разнотравно-вейниковые*. Верхний ярус имеет высоту 3.5—5 м и сомкнутость 0.3—0.6, образован *Salix udensis*. Травяной ярус разделяется на два подъяруса — верхний, сформированный *Calamagrostis purpurea*, и нижний, образованный преимущественно разнотравьем (*Aconitum umbrosum, A. subvillosum, A. karafutense, Aegopodium alpestre, Polemonium villosum, Ranunculus borealis* и др.). Моховой ярус не выражен. Среди константных много видов долинной, луговой, а также субальпийской эколого-ценотических групп.

13. Ивняки разнотравные. Приурочены к хорошо дренированным мезо- и эумезотрофным участкам безлесной части долин, где в основном сочетаются с лугами. Значительные контуры образуют на высокопойменных террасах.

В данной группе выделяется одна ассоциация — *13.1 ивняки вейниково-разнотравные*. Верхний ярус образован *Salix krylovii*. Его высота 0.8—1.2 м, сомкнутость крон 0.7—0.9. Хорошо развит травяной ярус. Наиболее постоянные содоминанты этого яруса — *Calamagrostis purpurea*, *Sanguisorba* *sithensis, Aegopodium alpestre, Viola epipsiloides, Aconitum umbrosum, Veratrum oxysepalum.* В слабо выраженном моховом ярусе представлены *Hylocomium pyrenaicum, Drepanocladus uncinatus, Brachythecium* sp. Видовой состав сообществ образован главным образом видами субальпийской, луговой, лесолуговой и долинной групп. Эти же виды являются константными. Наиболее обильны субальпийские и луговые виды.

14. Ерники зеленомошные. Занимают наиболее олиготрофные дренированные участки долин и шлейфов склонов, а также встречаются на склонах среди зарослей кедрового стланика.

Эта группа представлена одной ассоциацией — *14.1 ерники кустарниково-зеленомошные.* Верхний ярус образован *Betula divaricata.* Его высота 1—1.7 м, сомкнутость крон 0.3—0.6. Слабо выраженный второй кустарниковый ярус образован *Vaccinium uliginosum, Rhododendron aureum, Spiraea beauverdiana.* Сплошной моховой ярус сложен *Pleurozium schreberi.*

15. Ерники моховые. Редко встречаются в безлесной части долин в окружении зеленомошных ерников (предыдущей группы ассоциаций) и болот.

Ярус *Betula divaricata* имеет высоту 1—1.3 м, сомкнутость крон 0.3—0.6. Слабо сомкнутый травяной ярус образован *Carex lugens, C. globularis, Tilingia ajanensis, Rubus chamaemorus, Sanguisorba sithensis.* В хорошо выраженном моховом ярусе *Sphagnum girgensohnii* доминирует или содоминирует с *Polytrichum jensenii* и *Aulacomnium palustre.* Состав константных видов неоднородный. Наиболее многочисленны виды переходно-болотной эколого-ценотической группы.

16. Ерники зеленомошные. Изредка встречаются на гольцовых террасах, главным образом под уступами, в углублениях.

Betula exilis образует сплошной ярус (сомкнутость крон близка к 1.0), высота которого, по-видимому, зависит от высоты уступа или углубления и составляет несколько десятков сантиметров.

Луговая растительность

17. Мохово-разнотравные луга. Нередко встречаются в подгольцовом поясе на шлейфах склонов, реже — на конусах выноса или нижней части склонов.

Травяной ярус образован разнотравьем с участием корневищных осок и злаков, а также других видов. Высота яруса 20—35 см, проективное покрытие 40—60% (на этих лугах зеленые части растений заметно объедены оленями). Наиболее обильные виды: *Sanguisorba sithensis, Veratrum oxysepalum, Ranunculus borealis, Trollius uncinatus, Carex podocarpa.* В моховом ярусе средней сомкнутости обилен *Hylocomium pyrenaicum,* редко встречается *Brachythecium* sp. Среди константных видов преобладают луговые. Несколькими константными видами представлены субальпийская, а также долинная, тундрово-луговая, переходно-болотная эколого-ценотические группы.

18. Вейниковые луга. Встречаются небольшими участками в долинах.

Высота травяного яруса 40—60 см, проективное покрытие 40—60%. Доминирует *Calamagrostis purpurea,* участвует разнотравье. Моховой ярус не развит или фрагментарный. Среди константных преобладают луговые виды.

19. Сообщества белокопытника. Редко встречаются небольшими участками вдоль русел.

Верхний ярус высотой 60—80 см, с высоким проективным покрытием, образован *Petasites tatewakianus.* Второй ярус с невысокой сомкнутостью, образован разнотравьем (*Trollius uncinatus, Aconitum umbrosum* и др.). Моховой ярус фрагментарный.

Травяно-пустошная растительность

20. Типчаковые пустоши. На выпуклых внепоемных участках долин подгольцового пояса. Встречаются мелкими контурами.

Хорошо выражен ярус *Festuca ovina.* Ярус мхов и лишайников фрагментарный.

Среди константных наиболее многочисленны виды боровой и травяно-пустошной эколого-ценотической группы. Также среди константных присутствуют таежные, переходно-болотные, луговые и другие виды.

Травяно-болотная растительность

21. Осоковые болота. Редко небольшими участками встречаются сообщества *Carex rostrata.* Немногие другие виды этого сообщества имеют очень низкое обилие.

Мохово-болотная растительность

Мохово-болотная растительность представлена травяно-гипновыми и сфагновыми болотами. Моховой ярус травяно-гипновых болот, как правило, многовидовой и образован *Aulacomnium palustre, Tomenthypnum nitens, Rhytidiadelphus subpinnatus* и другими видами. Среди сфагновых чаще встречаются болота с доминированием *Sphagnum warnstorfii.* Также встречаются болота с доминированием *Sphagnum lenense, S. fuscum, S. rubellum* и некоторых других сфагновых мхов.

Тундровая растительность

22. Мохово-сиеверсиевые тундры. Редко встречаются небольшими участками в горно-тундровом поясе.

Проективное покрытие первого яруса 45—80%. Доминирует *Sieversia pusilla.* Обильными могут быть *Viola kusnezowiana, Trollius uncinatus.* Покрытие мохового яруса 25—60%. Образован *Dicranum* sp. sp., *Sphagnum* sp. sp., *Pleurozium schreberi.* Среди константных видов преобладают тундровые, а также тундрово-луговые.

23. Кустарниково-зеленомошные тундры. Занимают прогалины в полосе зарослей кедрового стланика, образующиеся на месте поздно стаивающих снежников. Контуры разной протяженности.

Кустарничково-кустарниковый ярус с невысокой сомкнутостью крон сформирован *Rhododendron aureum, Phyllodoce coerulea, Spiraea beauverdiana, Vaccinium uliginosum, V. myrtillus. Rhododendron aureum* обычно является доминантом или содоминантом яруса. В сомкнутом моховом ярусе обычно доминирует *Pleurozium schreberi.*

24. Алекториевые тундры. Занимают верхние наиболее выпуклые части склонов и выпуклые участки на водоразделах. Встречаются небольшими участками в верхней части подгольцового пояса и в горно-тундровом поясе.

Ярусность не выражена. Доминирует *Alectoria ochroleuca.* Обычно обилен *Cladina stellaris.* Из кустарничков более обильны *Vaccinium uliginosum, Empetrum sibiricum, Diapensia obovata.* Большинство константных видов относится к тундровой эколого-ценотической группе. Константными являются и все виды подгольцовой группы.

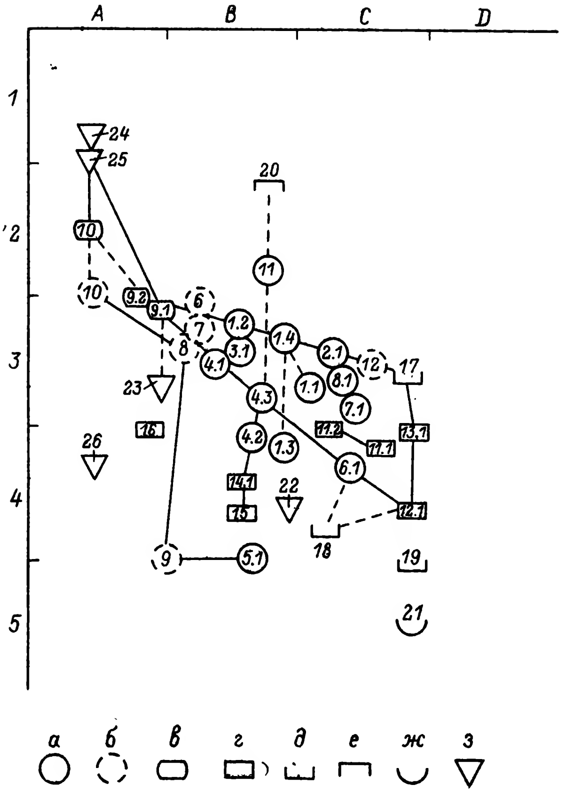
25. Голубично-кладиновые тундры. Распространены на плоских и выпуклых участках водоразделов и в верхней части склонов в подгольцовом и горно-тундровом поясах.

Дифференциация на подъярусы выражена слабо. Доминируют *Cladina stellaris* и (или) *C. rangiferina.* Часто обилен *Cetraria laevigata.* Из кустарников и кустарничков постоянно наиболее обилен *Vaccinium uliginosum.* Среди константных видов наиболее многочисленны тундровые.

26. Цетрариевые тундры. Редко встречаются на гольцовых плато, на участках с поздно стаивающими снежниками.

Единственный ярус сложен *Cetraria delisei* с участием кустарничков.

На рисунке в плоскости осей трофности и влажности почв (Погребняк, 1955) показано положение охарактеризованных единиц растительности. Схема дополнена редколесьями (они будут охарактеризованы в следующей статье). Намечены эколого-фитоценотические ряды. Ряд пойменной растительности *6.1* (лиственничники разнотравно-вейниковые)—*12.1* (ивняки (*Salix udensis*) разнотравно-вейниковые) сопряжен с изменением климатических режимов с высотой. Ряд *6.1—4.3* (лиственничники кустарничково-кустарниково-зеленомошные) сопряжен с переходом от пойменного режима к надпойменному и значительной олиготрофизацией почвы, а ряд *12.1—13.1* (ивняки (*Salix krylovii*) вейниково-разнотравные)—*17* (луга мохово-разнотравные) — с переходом от пойменных местообитаний к трансаккумулятивным. Ряд от мохово-разнотравных лугов (*17*) через разнотравные еловые и лиственнично-еловые редколесья (*12*) к мохово-разнотравным каменноберезовым ельникам (*2.1*) сопряжен с изменением эколого-ценотических условий (эдафических, микроклиматических, снегонакопления) в благоприятную для формирования древостоя сторону. Ряд *1.4—1.2—6—9.1* (ельники рододендроново-зеленомошные—ельники кедровостланиково-рододендроново-зеленомошные—еловые редколесья зеленомошные—кедровостланичники рододендроново-зеленомошные) и аналогичный ряд *4.3—4.1—8—9.1* (лиственничники кустарничково-кустарниково-зеленомошные—лиственничники кедровостланиково-зеленомошные—лиственничные редколесья зеленомошные—кедровостланичники рододендроново-зеленомошные) сопряжены, наоборот, с усилением лимитирующего влияния эколого-ценотических режимов на древостой. С дальнейшими ужесточением ветрового режима, уменьшением мощности снежного покрова, олиготрофизацией почв сопряжен ряд *9.1—25—24* (кедровостланичники рододендроново-зеленомошные—тундры голубично-кладиновые—тундры алекториевые). Ряд *9.1—23* (кустарниково-зеленомошные тундры) сопряжен с увеличением мощности снежного покрова и более поздним сходом снега. Ряд заболачивания *8—9* (лиственничные редколесья зеленомошные—лиственничные редколесья и редины сфагновые) сопряжен с ухудшением гидротермического режима почв. С олиготрофизацией почв сопряжен ряд кедровостланичников *9.1—9.2—10* (рододендроново-зеленомошные—кустарничково-зеленомошные—лишайниковые).



Эколого-фитоценотические ряды в плоскости осей трофности и влажности почв.

Растительность: *а* — лесная, *б* — редколесная, *в* — стланиковая, *г* — кустарниковая, *д* — луговая, *е* — травяно-пустошная, *ж* — травяно-болотная, *з* — тундровая. По горизонтальной оси: *A—D* — трофотопы; по вертикальной оси: *1—5* — гигротопы (Погребняк, 1955). Числа на рисунке соответствуют выделенным единицам растительности (их характеристика приведена в тексте).

Заключение

В этой работе на основе материалов, собранных маршрутным методом, сделана попытка из всего многообразия фитоценотических систем (см.: Норин, 1979, 1987а, б, и др.) охарактеризовать типы фитоценозов осевой части хр. Ям-Алинь. Мы пришли к выводу, что на данной территории лишь довольно ограниченное число участков растительного покрова можно считать образованными фитоценозами (одного или разных типов). В основном же горизонтальная изменчивость растительности столь велика, что растительный покров можно рассматривать как комплекс или сочетание синузий, фрагментов фитоценозов и т. д., в котором фитоценозы являются лишь одной из многих и явно не преобладающей фитоценотической системой.

Участки растительного покрова, которые можно рассматривать как фитоценозы, в разных типах растительного покрова имеют протяженность от нескольких десятков сантиметров до нескольких десятков метров; с этими размерами должны быть согласованы размеры пробных площадей, используемых для описания фитоценозов.

Я признателен А. Г. Крылову за обсуждение многих вопросов, связанных с данной работой, а также А. М. Неведомову, А. В. Галанину за конструктивные отзывы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амгунь-Селемджинская экспедиция Академии наук СССР. Л., 1934. Ч. 1. 362 с.; Ч. 2. 212 с.

Амурская тайга (комплексные ботанические исследования). Л., 1969. 198 с.

Атлас лесов СССР. М., 1973. 222 с.

Байкало-Амурская железнодорожная магистраль. Растительность. Карта. М. 1 : 2 500 000 / Отв. ред. А. В. Белов. Под общ. руководством В. Б. Сочавы, В. В. Воробьева. М., 1983. 2 л.

Белов А. В., Кротова В. М. Геоботаническое районирование Амурской области // Геогр. и прир. ресурсы. 1982. № 4. С. 34—42.

Геоботаническая карта СССР. М. 1 : 4 000 000 / Под ред. Е. М. Лавренко, В. Б. Сочавы. Л., 1954. 8 л.

Геология СССР. Т. 19. Хабаровский край и Амурская область. М., 1966. Ч. 1. 736 с.

Готванский В. И. Четвертичное оледенение хребта Ям-Алинь // Вопр. географии Дальнего Востока. Хабаровск, 1960. Вып. 4. С. 78—81.

Доронина Ю. А. Флора и растительность бассейна р. Уды. Новосибирск, 1973. 151 с.

Иванов Н. Н. Пояса континентальности земного шара // Изв. ВГО. 1959. Т. 91. Вып. 5. С. 410—423.

Ивашинников Ю. К., Сазыкин А. М. Проблемы структурной и гляциальной геоморфологии Приамурья. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1987. № 5781-В87. 156 с.

Карта растительности бассейна Амура. М. 1 : 2 500 000. 1968 // Амурская тайга. Л., 1969. (Приложение).

Короткий А. М., Махова Л. М., Пушкарь В. С. Климатические смены голоцена и развитие ландшафтов гольцовой зоны Центрального Ям-Алиня // Палеогеографические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1987. С. 4—19.

Короткий А. М., Плетнев С. П., Пушкарь В. С. и др. Развитие природной среды юга Дальнего Востока (поздний плейстоцен—голоцен). М., 1988. 240 с.

Корреляционная эколого-фитоценотическая карта М. 1 : 7 500 000 / Под общ. ред. В. Б. Сочавы. 1977 // В. Б. Сочава. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск, 1979. 190 с.

Крылов А. Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л., 1984. 182 с.

Крылов А. Г., Осипов С. В. Растительность субальпийско-подгольцового пояса хребта Ям-Алинь // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий. Тез. докл. 9 Всесоюз. совещ. по флоре и растительности высокогорий. Владивосток, 1985. С. 80—81.

Леса СССР. Т. 4. М., 1969. 768 с.

Манько Ю. И., Ворошилов В. П. Аянские ельники верхней части бассейна р. Селемджа // Лесоводственные аспекты изучения растительного покрова Дальнего Востока. Владивосток, 1974а. С. 22—71.

Манько Ю. И., Ворошилов В. П. Основные итоги изучения аянских ельников северных районов Хабаровского края и Амурской области // Лесоводственные аспекты изучения растительного покрова Дальнего Востока. Владивосток, 1974б. С. 5—21.

Никольская В. В., Григорьев Д. П., Насулич Л. Ф. Зейско-Буреинская равнина. М., 1958. 135 с.

Никольская В. В., Тимофеев Д. А. Сравнение современной физико-географической зональности с зональностью эпохи максимального оледенения // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1966. Вып. 12. С. 35—41.

Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., 1979. 200 с.

Норин Б. Н. Ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество — проблемные вопросы теории фитоценологии // Бот. журн. 1987а. Т. 72. № 10. С. 1297—1309.

Норин Б. Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Эдификатор, интегральная фитоценотическая система, агрегация, фитохора, растительность, растительный покров // Бот. журн. 1987б. Т. 72. № 11. С. 1427—1435.

Осипов С. В. Эколого-ценотические особенности флоры мезокомплекса авлая хребта Ям-Алинь (Амуро-Удское междуречье) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 350—358.

Осипов С. В. Травяная растительность подгольцового пояса хребта Ям-Алинь // Экология, продуктивность и генезис травяных экосистем Дальнего Востока. Владивосток, 1990. С. 25—32.

Осипов С. В. Изучение строения растительного покрова на основе сравнения соседних участков // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 8. С. 127—135.

Погребняк П. Г. Основы лесной типологии. Киев, 1955. 456 с.

Полозова Л. Г. О характеристике континентальности климата // Изв. ВГО. 1954. Т. 86. Вып. 5. С. 412—422.

Себин В. И. Физико-географическое районирование бассейна р. Селемджи // Вопр. географии Верхнего Приамурья. Благовещенск, 1971. С. 3—15.

Станюкович К. В. Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк). Душанбе, 1973. 416 с.

Тильба А. П. Растительный покров бассейна реки Селемджи // Зап. Амурского обл. музея краеведения и О-ва краеведения. Благовещенск, 1955. Т. 3. С. 76—96.

Тильба А. П. Опыт ботанического районирования Амурской области // Зап. Амурского обл. музея краеведения и О-ва краеведения. Благовещенск, 1958. Т. 4. С. 148—163.

Чемеков Ю. Ф. Древние оледенения Дальнего Востока СССР // Матер. по четвертичной геологии и геоморфологии СССР. Л., 1961. № 3. С. 139—175.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шлотгауэр С. Д. Растительный мир субокеанических высокогорий. М., 1990. 225 с.

Osipov S. V. The vegetation cover of the axial part of the Yam-Alin mountain range (the Far East, the Amur-Uda interfluve) // XV Int. Bot. Cong. Congress Center of Pacifico Yokohama. Japan, 1993. P. 291.

Биолого-почвенный институт
ДВО РАН
Владивосток

Получено 10 III 1993

SUMMARY

The typological units (mainly groups of associations) of some vegetation types are described: forests, elfin woodlands, shrubs, meadows, heath lands, mires, tundras. An ecophytocoenotic ordination is proposed.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.542.2

© 1994

М. С. Новоселова

КРИТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ О ВИДАХ РОДА *ERIOPHORUM* (*CYPERACEAE*) РОДСТВА *ERIOPHORUM SCHEUCHZERI*

M. S. NOVOSELOVA. CRITICAL NOTES ON THE SPECIES OF THE GENUS *ERIOPHORUM* (*CYPERACEAE*) ALLIED TO *ERIOPHORUM SCHEUCHZERI*

Рассмотрены 2 вида из родства *Eriophorum scheuchzeri*. Уточнены типификация и географическое распространение. Приведены описания 1 нового вида и 1 нового подвида, ключ для определения таксонов и их конспект.

В статье изложены результаты критического изучения видов и подвидов рода *Eriophorum* L. родства *E. scheuchzeri* Hoppe — *E. scheuchzeri* и *E. altaicum* Meinsh. Работа основана на материалах Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Колоски во время цветения широко-обратнояйцевидные или шаровидные, с плоской верхушкой, при плодоношении (пуховки) полушаровидные или шаровидные . . . . 1. *E. scheuchzeri* . . . . 2.

+ Колоски во время цветения эллиптические или продолговато-яйцевидные, при плодоношении (пуховки) обратнояйцевидные или ширококолокольчатые . . . . 3.

2. Кроющие чешуи узколанцетные, длинно заостренные, часто почти игловидные, буровато-серые, с красноватыми штрихами и узкими белоперепончатыми краями; самая нижняя кроющая чешуя 0.9—1 см дл., широколанцетная, обычно без белоперепончатых краев . . . . 1a. *E. scheuchzeri* subsp. *scheuchzeri*.

+ Кроющие чешуи ланцетные, длинно заостренные, черные или темно-серые, обычно с красноватыми штрихами, с белоперепончатыми краями; самая нижняя кроющая чешуя 0.6—0.7 см дл., ланцетная, с широкими белоперепончатыми краями, ближе к верхушке часто желтоватыми . . . . 1b. *E. scheuchzeri* subsp. *arcticum*.

3. Основание колоска при плодоношении клиновидное; плоды узкоэллиптические; кроющие чешуи с белоперепончатыми краями; растения (18)25—45(55) см выс.; стебли (1)1.2—1.8(2) мм в диам. . . . . 2. *E. tolmatchevii*.

+ Основание колоска при плодоношении округлое; плоды узко-обратнояйцевидные; кроющие чешуи обычно без белоперепончатых краев; растения (10)15—25(30) см выс.; стебли (1.2)1.5—2.5(3) мм в диам. . . . . 3. *E. altaicum*.

1. *E. scheuchzeri* Hoppe, 1800, Bot. Taschenb.: 104; ? C. B. Clarke, 1893, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 6 : 664; Юз. 1935, Фл. СССР, 3 : 36, p. p.; Ohwi,

1944, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. ser. B, 18, 1 : 91; Hult. 1962, Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl. ser. 4, 8, 5 : 26, p. p. (Circump. Pl. 1); id. 1968, Fl. Al.: 201; Толм. 1966, Аркт. фл. СССР, 3 : 20, p. p.; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 103; Y. T. Lee, 1976, Fl. Cor. 7 : 274; Jermy, 1980, Fl. Europ. 5 : 281; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 195, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 15, p. p. — Пушица Шейхцера. (Рис. 1).

Описан из Австрии; typus — W.

1a) *E. scheuchzeri* subsp. *scheuchzeri*. — *E. scheuchzeri* Hoppe, 1800, Bot. Taschenb.: 104; ? C. B. Clarke, 1893, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 6 : 664; Юз. 1935, Фл. СССР, 3 : 36, p. p.; Ohwi, 1944, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. ser. B, 18, 1 : 91; Hult. 1962, Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl. ser. 4, 8, 5 : 26, p. p. (Circump. Pl. 1); id. 1968, Fl. Al.: 201, p. p.; Толм. 1966, Аркт. фл. СССР, 3 : 20, p. p.; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 103, p. p.; Y. T. Lee, 1976, Fl. Cor. 7 : 274; Jermy, 1980, Fl. Europ. 5 : 281, p. p.; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 195, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 15, p. p. — Пушица Шейхцера. (Рис. 2, *1*; 3, *1*).

Сырые тундры, мохово-осоковые болота, мочажины, заболоченные берега водоемов; в арктической тундре, на севере лесной зоны и в высокогорьях.

Исландия, Норвегия (включая о-в Шпицберген), Швеция (кроме южных районов), Финляндия (сев.), Германия, Чехия, Словакия, Швейцария, Австрия, Румыния, Франция, Испания (Пиренеи), Италия (сев.), Югославия, Украина (Карпаты), Россия [1] (Аркт.; Европ. ч.: Кар.-Мурм., Дв.-Печ. — сев.; Зап. Сибирь: Обск., Алт.; Вост. Сибирь: Енис. — сев., Лен.-Кол. — сев., Анг.-Саян. — очень редко, Даур. — очень редко; Дальн. Восток: Камч., Охот. — редко, Зее-Бур. — очень редко, Удск. — очень редко, Сах. — очень редко), Индия (Кашмир), КНДР (сев.), Япония (о-в Хоккайдо), США (Аляска), Канада (сев.), Гренландия (побережье).

E. scheuchzeri s. str. на всем протяжении своего ареала (за исключением арктических районов) характеризуется значительным постоянством признаков. В пределах этого вида выделяют описанную с о-ва Хоккайдо var. *tenuifolium* Ohwi (Ohwi, 1944 : 91; Hultén, 1962 : 201), характеризующуюся более тонкими стеблями и более узкими листьями. Растений *E. scheuchzeri* с явными признаками этой разновидности мы не видели.

Для Индии *E. scheuchzeri* приводится нами по литературным данным (Clarke, 1893). Возможно, однако, что там встречается не *E. scheuchzeri*, а *E. altaicum*. В пользу этого предположения свидетельствует то обстоятельство, что во «Флоре Британской Индии» для *E. scheuchzeri* указаны черные кроющие чешуи (признак *E. altaicum*), в то время как обычно у *E. scheuchzeri* чешуи буровато-серые.

На крайнем северном пределе своего ареала вид *E. scheuchzeri* представлен особями, заметно отличающимися от типичных и выделяемыми нами в особый подвид.

1b) **E. scheuchzeri subsp. arcticum Novosselova subsp. nov.** — *E. scheuchzeri* auct. non Hoppe s. str.: Юз. 1935, Фл. СССР, 3 : 36, p. p.; Hult. 1962, Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl. ser. 4, 8, 5 : 26, p. p. (Circump. Pl. 1); id. 1968, Fl. Al.: 201, p. p.; Толм. 1966, Аркт. фл. СССР, 3 : 20, p. p.; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 103, p. p.; Jermy, 1980, Fl. Europ. 5 : 281, p. p.; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 195, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 15, p. p. — Пушица арктическая. (Рис. 2, *2*; 3, *2*).

---

[1] Распространение в России приводится в основном по районам «Флоры СССР» (1964).

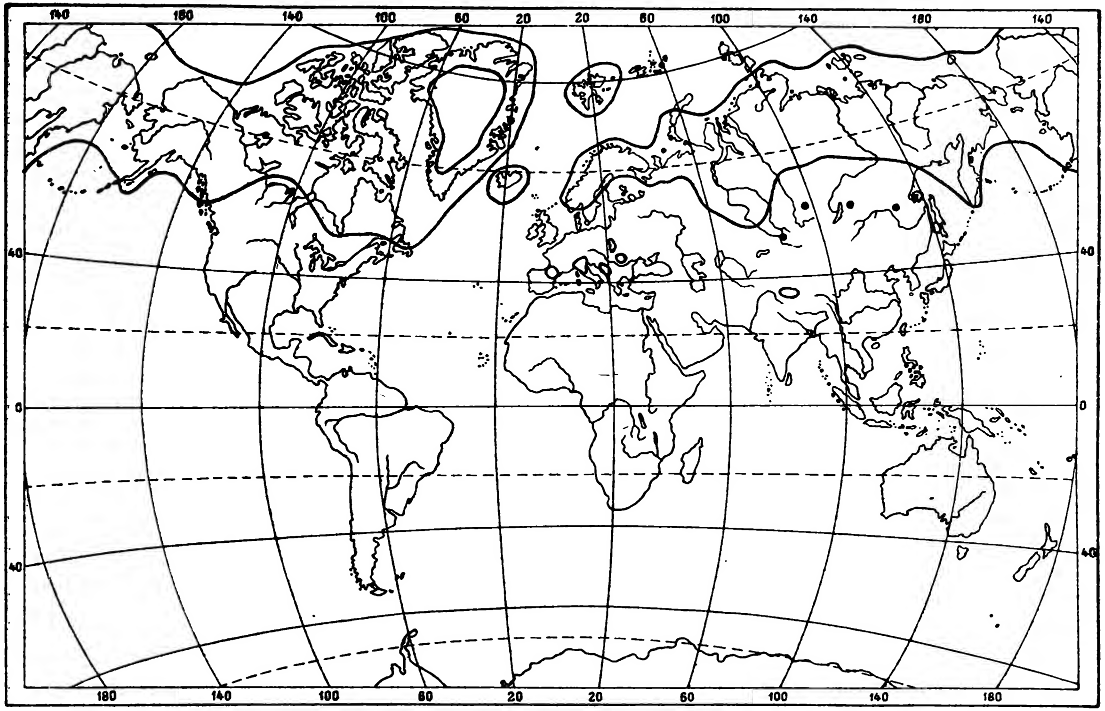


Рис. 1. Ареал *Eriophorum scheuchzeri*.

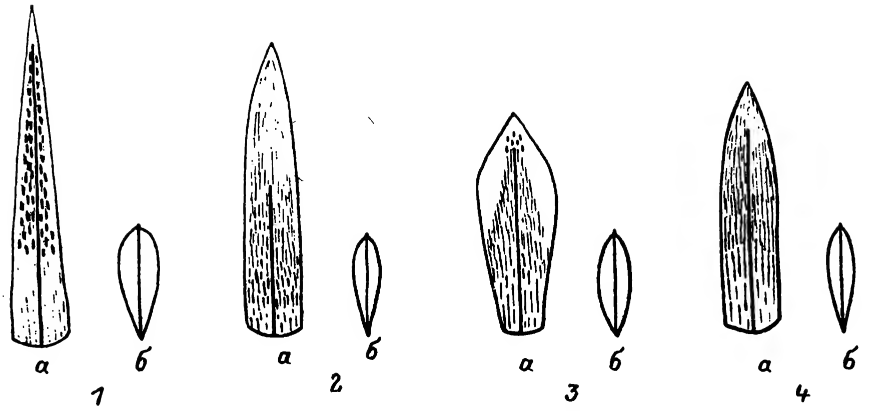


Рис. 2. *Eriophorum scheuchzeri* subsp. *scheuchzeri* (*1*), *E. scheuchzeri* subsp. *arcticum* (*2*), *E. tolmatchevii* (*3*), *E. altaicum* (*4*).

а — кроющая чешуя, *б* — плод.

A subspecie typica minutie omnium partium: culmis (5)7—20 cm altis, (0.7)1—1.2(2) mm in diam. (nec 8—30 cm alt., (1)1.2—1.5(2) mm in diam.), spiculis sub anthesi globosis (nec late obovoideis), fructificatione sphaeroideis (nec/hemisphaericis), bractea infima lanceolata, raro late lanceolata, obtusiuscula, rarissime acuminata, 0.6—0.7 cm lg., margine membranacea, late albo-marginata, ad apicem saepe flavido-marginata (nec late lanceolata, raro ovata, obtusiuscula, 0.9—1 cm lg., rarissime anguste albo-membranaceo-marginata), ceteris lanceolatis, longe acuminatis, nigris vel atro-griseis, albo-membranaceo-marginatis, plerumque rubeolo-lineolatis, raro haud lineolatis (nec anguste lanceolatis, longissime acuminatis, saepe aciculiformibus, fuscidulo-griseis, anguste albo-membranaceo-marginatis, lineolis rubris, numerosis tectis) differt.

Typus: «Prov. Jenissejsk, hibernaculum inter sinus Wildii et Stellingii, 23 VII 1915, N 37, I. Trzhemesky» (LE).

От типового подвида отличается менее крупными размерами всего растения — (5)7—20 (а не 8—30) см выс., менее толстыми — (0.7)1—1.2(2) (а не (1)1.2—1.5(2)) мм в диам. — стеблями, шаровидными во время цветения (а не широко-обратнояйцевидными) колосками, шаровидными (а не полушаровидными) пуховками, ланцетной, редко широколанцетной, туповатой, очень редко заостренной, 0.6—0.7 см дл., самой нижней кроющей чешуей с широкими белоперепончатыми краями, ближе к верхушке часто желтоватыми (а не широколанцетной, редко яйцевидной, туповатой, 0.9—1 см дл., очень редко с узкими белоперепончатыми краями), ланцетными, длинно заостренными, черными или темно-серыми остальными кроющими чешуями с белоперепончатыми краями, обычно с красноватыми штрихами, редко без них (а не узколанцетными, очень длинно заостренными, часто игловидными, буровато-серыми, с узкими белоперепончатыми краями, с многочисленными красными штрихами).

Тип: «Енисейская губ., зимовка между мысом Вильда и Штеллинга, 23 VII 1915, № 37, И. Тржемеский» (LE).

Сырые тундры, берега водоемов; в арктической тундре.

Норвегия (о-в Шпицберген), Россия (Аркт.), США (сев. Аляска), Канада (арктические районы); Гренландия (побережье).

Возможно, этот подвид встречается также и в Исландии.

2. **E. tolmatchevii** Novoselova sp. nov. — ? *E. altaicum* var. *neogaeum* Raymond, 1957, Contr. Inst. Bot. Univ. Montréal, 70 : 103; — *E. medium* auct.

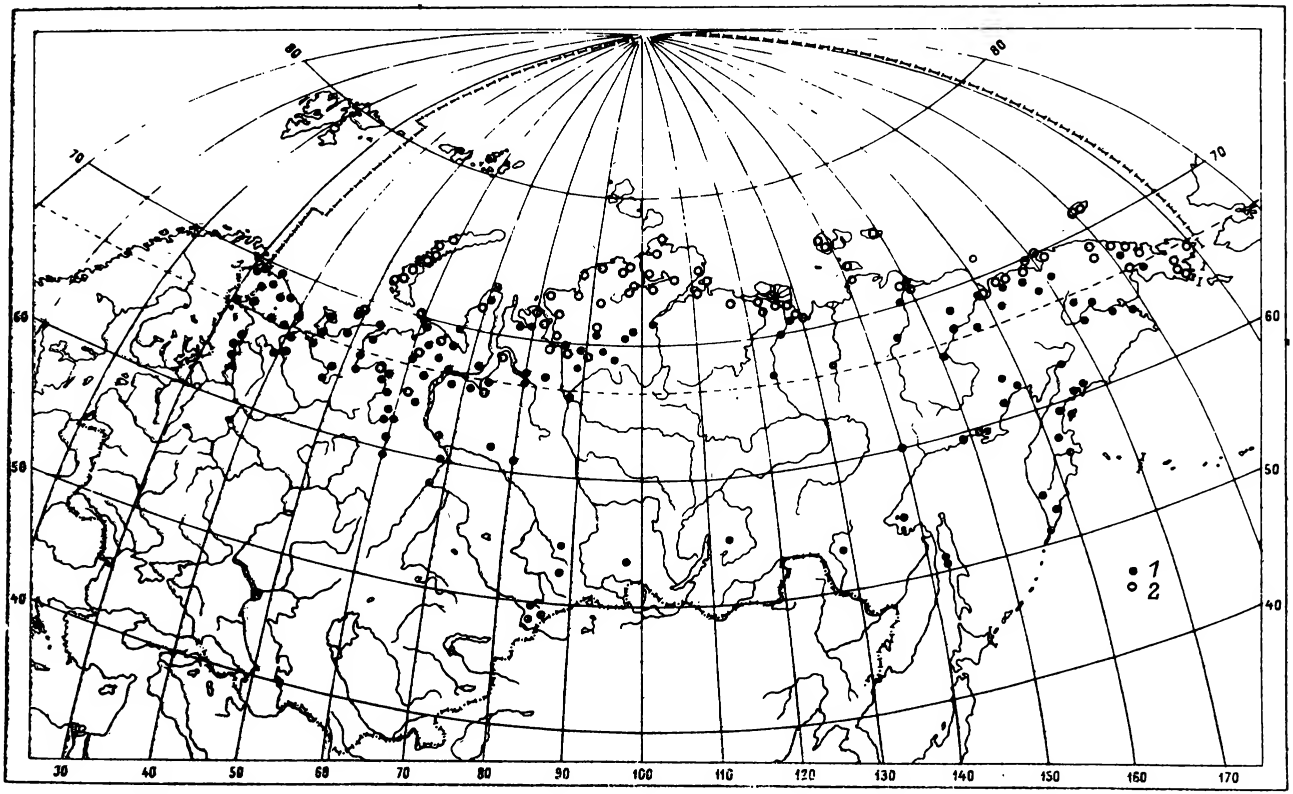


Рис. 3. Распространение *Eriophorum scheuchzeri* subsp. *scheuchzeri* (*1*) и *E. scheuchzeri* subsp. *arcticum* (*2*) в России.

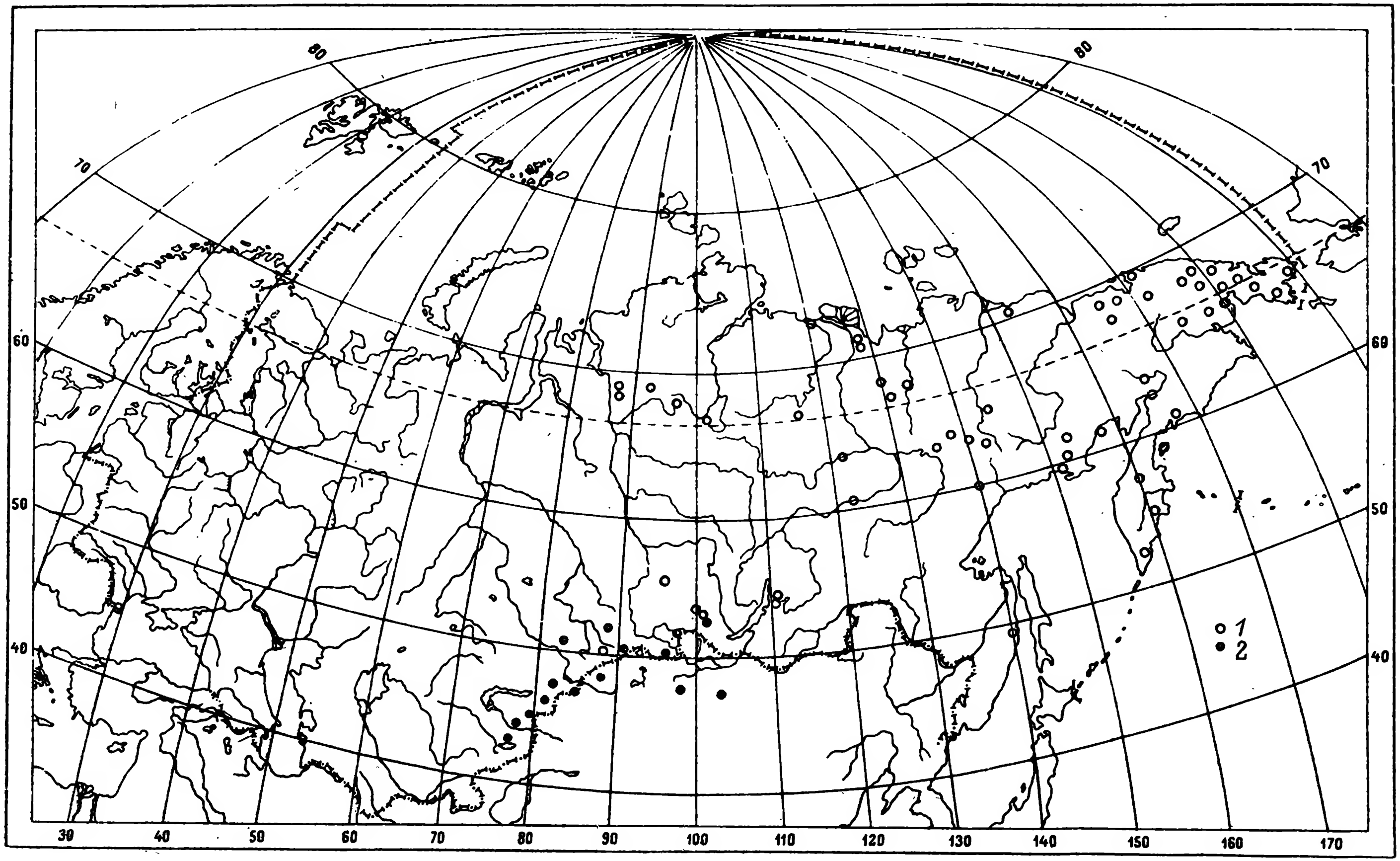


Рис. 4. Ареал *Eriophorum tolmatchevii* (*1*) и *E. altaicum* (2).

non Anderss.: Толм. 1966, Аркт. фл. СССР, 3 : 18, p. p.; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 197, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 13, p. p. — *E. chamissonis* auct. non C. A. Mey.: Юз. 1935, Фл. СССР, 3 : 36, p. p. — *E. scheuchzeri* auct. non Hoppe: Юз. цит. соч.: 36, p. p.; Hult. 1962, Kungl. Sv. Vet-Akad. Handl. ser. 4, 8, 5 : 26, p. p. (Circump. Pl. 1); Толм. 1966, цит. соч.: 20, p. p.; А. Е. Кожевников, 1988, цит. соч.: 195, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, цит. соч.: 15, p. p. — Пушица Толмачева. (Рис. 2, *3*; 4, *1*).

Planta (18) 25—45 (55) cm alta, rhizomate repente. Culmi recti, stricti, firmi, (1) 1.2—1.8 (2) mm in diam. Lamiinae foliorum angustae, 0.5—1 mm lt., culmo plus quam duplo breviores. Vagina folii culmei superioris superne plerumque inflata, griseola, raro brunnescens, interdum lamina brevi praedita. Spiculae sub anthesi ellipticae, 1—1.2 cm lg., 0.5—0.6 cm lt., fructificatione late campanulatae, raro subglobosae, 2.5—3.5(4) cm lg., densae; setae haud perplexae, nitidae, subcremeae vel rarissime pallide rufae. Spiculae basi ob bracteas steriles plus minusve remotas fructificatione cuneatae; bractea infima (5)7—10(13) mm lg., lanceolata, obtusiuscula vel acuminata, ceterae lanceolatae vel late lanceolatae, acuminatae, atro-griseae, rarius nigrae, plerumque sat late albo-membranaceo-marginatae, interdum sparse rubeolo-lineolatae. Antherae (0.5) 0.7—0.9 (1.2) mm lg. Fructus anguste elliptici, (1.9) 2 (2.2) mm lg., 0.5 (0.7) mm lt.

Typus: «RSSA Jacutia, distr. Tompo, systema fl. Tompo, fl. Necza (affluxio sinistra superior), in saliceto graminoso-variiherboso ad ripam fluvii, 15 VIII 1956, N 47/1, I. Kildjuschevski» (LE).

Affinitas. Species *E. scheuchzeri* Hoppe et *E. altaico* Meinsh. affinis, sed a priore spiculis sub anthesi ellipticis (nec late obovoideis vel subglobosis), fructificatione late campanulatis, rarius subglobosis (nec hemisphaericis vel globosis), setis haud perplexis, nitidis, subcremeis vel rarissime pallide rufis (nec subcontricatis, opacis, lucide albis), bracteis lanceolatis vel late lanceolatis, acuminatis, atro-griseis, rarius subnigris, plerumque sat late albo-membranaceo-marginatis, interdum sparse rubeolo-lineolatis (nec anguste lanceolatis, longissime acuminatis, saepe subaciculiformibus, fuscidulo-griseis, anguste albo-membranaceo-marginatis, lineolis rubeolis, numerosis notatis), fructibus anguste ellipticis (nec anguste obovoideis) a posteriore vero culmis altioribus, (18) 25—45 (55) cm alt., ac tenuioribus, (1) 1.2—1.8 (2) mm in diam. (nec (10) 15—25 (30) cm alt., (1.2) 1.5—2.5 (3) mm in diam.), spicula fructificatione basi conica (nec rotundata), bracteis sat late albo-membranaceo-marginatis (nec angustissime marginatis vel non marginatis), necnon fructibus anguste ellipticis (nec anguste obovoides) distinguitur.

Species cl. A. I. Tolmatchevio, floristo ac systematico celeberrimo, generis *Eriophorum* in «Flora Arctica URSS» tractandi auctoris dedicatur.

Растение (18) 25—45 (55) см выс., с ползучим корневищем. Стебли прямые, торчащие, крепкие, (1) 1.2—1.8 (2) мм в диам. Листовые пластинки узкие, 0.5—1 мм шир., короче 1/2 длины стебля. Влагалище верхнего стеблевого листа в верхней части обычно более или менее вздутое, сероватое, редко коричневатое, иногда с короткой листовой пластинкой. Колоски во время цветения эллиптические, 1—1.2 см дл., 0.5—0.6 см шир.; пуховки ширококолокольчатые, реже почти шаровидные, 2.5—3.5 (4) см дл., с густыми, очень ровными, блестящими, кремоватыми или (очень редко) светло-рыжими волосками; основание колоска при плодоношении клиновидное из-за более или менее расставленных стерильных чешуй; самая нижняя кроющая чешуя (5) 7—10 (13) мм дл., ланцетная, туповатая или заостренная, остальные ланцетные или широколанцетные, заостренные, темно-серые, реже черные, обычно с довольно широкими белоперепончатыми краями, иногда с редкими красноватыми штрихами. Пыльники (0.5) 0.7—0.9 (1.2) мм дл. Плоды узкоэллиптические, (1.9) 2 (2.2) мм дл., 0.5 (0.7) мм шир.

Тип: «Якутская АССР, Томпонский р-н, басс. р. Томпо, р. Нёча (левый верхний приток), в злаково-разнотравном ивняке по берегу реки, 15 VIII 1956, № 47/1, И. Кильдюшевский» (LE).

Родство. Близок к *E. scheuchzeri* Hoppe и *E. altaicum* Meinsh. От 1-го вида отличается эллиптическими во время цветения (а не широко-обратнояйцевидными или почти шаровидными) колосками, ширококолокольчатыми, реже почти шаровидными (а не полушаровидными или шаровидными) пуховками с очень ровными, блестящими, кремоватыми или (очень редко) светло-рыжими (а не слегка спутанными, матовыми, ярко-белыми) волосками, ланцетными или широколанцетными, заостренными, темно-серыми, реже почти черными, обычно с довольно широкими белоперепончатыми краями, иногда с редкими красноватыми штрихами кроющими чешуями (а не узколанцетными, очень длинно заостренными, часто почти игловидными, буровато-серыми, с узкими белоперепончатыми краями, с многочисленными красноватыми штрихами), узкоэллиптическими (а не узко-обратнояйцевидными) плодами; от 2-го вида — более высокими, (18) 25—45 (55) см выс., и более тонкими, (1) 1.2—1.8 (2) мм в диам. (а не (10) 15—25 (30) см выс. и (1.2) 1.5—2.5 (3) мм в диам.) стеблями, коническим (а не округлым) основанием колоска при плодоношении, кроющими чешуями с довольно широкими белоперепончатыми краями (а не с очень узкими или без них), узкоэллиптическими (а не узко-обратнояйцевидными) плодами.

Вид назван в память А. И. Толмачева, широко известного флориста и систематика, автора обработки рода *Eriophorum* в издании «Арктическая флора СССР».

Сырые тундры, болота, заболоченные берега водоемов, галечники; в тундре, на севере лесной зоны, в высокогорьях.

Россия (Аркт.: Аркт.-Сиб. к востоку от р. Оленек, Чук., Анад.; Зап. Сибирь: Алт. — очень редко; Вост. Сибирь: Енис. — сев., Анг.-Саян., Лен.-Кол., Даур. — очень редко; Дальн. Восток: Камч., Охот., Уссур. — очень редко).

Эндемик.

Возможно, вид *E. tolmatchevii* идентичен *E. altaicum* var. *neogaeum* Raymond, l. c. Наше предположение основано на изучении фотографии типа данного растения, помещенной в работе M. Raymond (1957). У *E. altaicum* var. *neogaeum*, так же как и у *E. tolmatchevii*, прямые торчащие стебли, пуховки с ровными волосками, клиновидное основание колоска при плодоношении. Согласно Raymond, эта разновидность распространена в США (Аляска, кроме побережья; север Скалистых гор, верховья р. Колорадо). Среди хранящихся в LE материалов по *E. scheuchzeri* из Северной Америки мы не обнаружили подобных образцов. Вопрос о произрастании *E. tolmatchevii* в Северной Америке и об его идентичности *E. altaicum* var. *neogaeum* требует дальнейшего исследования.

3. *E. altaicum* Meinsh. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 267; Raymond, 1957, Contrib. Inst. Bot. Univ. Montréal, 70 : 101. — *E. scheuchzeri* subsp. *altaicum* (Meinsh.) N. Bondareva, 1990, Фл. Сиб. 3 : 15. — *E. chamissonis β. humile* auct. non Turcz.: Kar. et Kir. 1842. Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 3 : 521. — *E. chamissonis* auct. non C. A. Mey.: Trautv. 1867, Bul. Soc. Nat. Moscou, 40, 3 : 111. — *E. scheuchzeri* auct. non Hoppe: Егор. 1976, Опред. раст. Средн. Азии, 5 : 22. — Пушица алтайская. (Рис. 2, *4*; 4, *2*).

Описан с Алтая; lectotypus: «In summis alpibus Alatau ad fontes fl. Sarchan locis nivibus lique factis inundatis, 1841, N 2053, Karelin et Kiriloff» (NY, isolectotypi LE!) — Raymond (1957).

Болота, болотистые луга и берега водоемов; в высокогорьях.

Россия (Зап. Сибирь: Алт.; Вост. Сибирь: Анг.-Саян.; Средн. Азия: Дж.-Тарб.), Монголия (сев.).

Вопрос типификации *E. altaicum* требует пояснения. В протологе вида нет ссылок на гербарные образцы, но процитирован ряд работ, в том числе работа Г. С. Карелина и И. П. Кириллова (1842) и название приведенного в ней растения — *Eriophorum chamissonis* C. A. M. *β. humile* Turcz. Это название сопровождается в работе указанных авторов следующим текстом: «848. *Eriophorum Chamissonis* C. A. M. — Fl. Alt. 1. p. 70. *β. humile* Turcz. — In summis alpibus Alatau ad fontes fl. Sarchan, locis nivibus liquefactis inundatis» (Karelin, Kirilow, 1842 : 521). В LE есть гербарные образцы, на этикетках которых имеются в точности такие же номер и название. Экземпляр, цитированный Raymond (1957) в качестве лектотипа, имеет ту же этикетку, но другой номер. Это объясняется тем, что материалы Карелина и Кириллова, приведенные в их работе под номером 848, были изданы ими с печатной этикеткой под другим номером.

Мы полагаем, что *E. altaicum* правильнее рассматривать в ранге самостоятельного вида, а не подвида *E. scheuchzeri*, как полагают С. А. Тимохина и Н. В. Бондарева (1990), поскольку *E. altaicum* достаточно четко отличается от названного вида следующими признаками: сильно вздутым (а не слегка вздутым) влагалищем верхнего стеблевого листа, яйцевидными или эллиптическими колосками во время цветения (а не широко-обратнояйцевидными, иногда шаровидными, с плоской верхушкой), обратнояйцевидными пуховками (а не полушаровидными или шаровидными), ровными, блестящими, кремоватыми (а не слегка спутанными, матовыми, ярко-белыми) волосками пуховок, ланцетными, заостренными, черными или темно-серыми, иногда с очень узкими белоперепончатыми краями кроющими чешуями (а не узколанцетными, очень длинно заостренными, часто почти игловидными, буровато-серыми, с узкими белоперепончатыми краями, с многочисленными красноватыми штрихами).

Таксон *E. altaicum* var. *neogaeum* Raymond был рассмотрен выше (см. комментарий к *E. tolmatchevii*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Тимохина С. А., Бондарева Н. В. Eriophorum L. — Пушица // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 3. С. 11—15, 172—177.

Флора СССР. Алфавитные указатели к тт. 1—30. М.—Л., 1964. 262 с. (с картой).

Clarke C. B., Eriophorum, Linn. // J. D. Hooker. The flora of British India. London, 1893. T. 6. P. 663—665.

Hultén E. Flora of Alaska and neighbouring territories. A manual of the vascular plants. Stanford, California, 1968. 1008 p.

Karelin G. S., Kirilow J. P. Enumeratio plantarum in desertis Songoriae orientalis et in jugo summarum alpium Alatau anno 1841 collectarum // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1842. T. 15. N 3. S. 503—542.

Ohwi J. Cyperaceae Japonicae II. A synopsis of the *Rhynchosporoideae* and *Scirpoideae* of Japan, including the Kuriles, Saghalin, Korea, and Formosa // Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. 1944. Vol. 18. N 1. P. 1—182.

Raymond M. The identity of *Eriophorum humile* Turcz. // Contrib. Inst. Bot. Univ. Montréal. 1957. N 70. P. 95—105.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 XII 1993

УДК 582.998 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 4

Э. Ц. Габриэлян

НОВЫЕ ТАКСОНЫ ПОДРОДА *PSEPHELLUS* РОДА *CENTAUREA* (*ASTERACEAE*) ИЗ АРМЕНИИ И ИРАНА

E. Ts. GABRIELIAN. NEW TAXA OF THE SUBGENUS *PSEPHELLUS* OF THE GENUS *CENTAUREA* (*ASTERACEAE*) FROM ARMENIA AND IRAN

Описаны 5 новых видов и 2 новых подвида рода *Centaurea*, принадлежащих к подроду *Psephellus*.

При изучении представителей подрода *Psephellus* (Cass.) Schmalh. рода *Centaurea* L. из Армении был пересмотрен обширный гербарный материал из BM, ERE, G, K, LE, TBI, TGM, W, WU, собранный различными коллекторами на Кавказе, в Турции (Турецкая Армения), в северном и западном Иране. Были исследованы также большие сборы, сделанные мною на территории Армении, в Нагорном Карабахе и в окр. Минеральных Вод. В полевых условиях изучались пределы варьирования различных морфологических признаков, таких как ветвление, расположение и высота стеблей, опушение, форма листьев и их сегментов, строение и величина оберток, форма обертки после отцветания, размеры, расположение, окраска придатков листочков обертки и ресничек, форма и размеры краевых и срединных цветков, характер железистого опушения тычиночных нитей, форма придатков пыльников, строение рыльца и характер воротничка пыльцевыметающих волосков у его основания, форма нектарника.

Разграничить виды подрода *Psephellus* очень трудно, особенно если на небольшом пространстве вместе произрастают сразу несколько видов (до 4—5), как, например, на Севанском или Айоцдзорском перевалах в Армении или в других местах. Во «Flora Iranica» G. Wagenitz (1980) из этого подрода условно приводит только один вид — *C. zuvandica* (Sosn.) Sosn. В обширном примечании к данному виду Wagenitz отмечает огромную вариабельность признаков и невозможность выделения иранских растений в вид или подвид, поскольку отсутствует явная корреляция между их изменчивостью и географическим распространением. При сравнении этих растений с типом *C. zuvandica* он усомнился в их идентичности названному виду. Кроме того, он считает, что в Иране не встречается ни один из закавказских видов.

Выяснив амплитуду варьирования признаков закавказских видов, особенно из южной Армении, все североиранские виды, кроме одного, мы смогли идентифицировать с уже известными или намеченными к описанию таксонами. Привожу описание новых видов, выявленных в Армении.

1. Centaurea manakianii Gabr. sp. nov. — Planta perennis radice verticali obliqua firma, caudice fibroso subramoso. Caules 12—35 cm alti, erecti vel subascendentes, plerumque simplices, rarius semel ramosi, costati, plus minusve lanati. Omnia folia conformia, simpliciter imparipinnata, segmentis aequalibus, integris subdecurrentibus, apice 3—5 lobo haud amplificato 4—14 cm lg., breviter petiolata (folium radicale interdum bifidum, ad 30 cm lg.), supra viridia, sparse setosa, margine revoluta, minutissime denticulato-aculeolata, subtus albolanata. Capitula apicalia, solitaria, unacum floribus marginalibus 5—7 cm in diam., foliis subfloralibus 1—2. Involucri 20 mm lg., 20—25 mm lt., late ovoidei vel subcubici, phylla coriacea, ab exterioribus ovatis ad interiora oblonga viridula; appendices inferiores et mediae 5—6 mm lg., 2—3 mm lt., paleaceae, a triangularibus ad late ellipticas basi manifeste angustatas, stria longitudinali fisca nitatae, margine regulariter cristato-ciliatae (ciliis inflexis, parti centrali subaequilongis), superiores acute denticulate apice sinuatae. Flores rosei, marginales neutri, amplificati, 7—8-lobi, 30—32 mm lg., staminodius tubo corollae profunde reconditis, centrales hermaphroditi, 20—22 mm lg.; supraconnectiva rosea, 2 mm lg., antherarum appendices haud profunde incisae; filamenta 2.5 mm lg., plana, basi subito angustata, medio magnipapillosa. Stylus supra pilos collectores collarium subindistinctum formantes dilatatus, planus; stigma hastato-bilobum, a lateribus ad medium sulcatum. Achenium immaturum.

Typus: Armenia Borealis, distr. Gugark, jugum Halabense, declive austro-occidentale supra pagum Mergahovit, 1700—1800 m s. m., 14 VI 1961, V. Manakian (ERE, isotypi ERE, G, K, LE).

Affinitas. Ab omnibus speciebus generis foliis conformibus simpliciter imparipinnatis, segmentis lateralibus, aequalibus integris subdecurrentibus, apicali vero haud amplificato 3—5 lobo, necnon capitulis amplissimis ad 7—8 cm in diam., intense purpureis differt. A *C. somchetica* (Sosn.) Sosn. cui sat similis est praeter notas indicatas supraconnectovorum, antherarum appendicum, filamentorumque forma, necnon stigmatis structura dictinguitur.

Nomen speciei in honorem Vrez Manakian collectorum et exploratorum florae Armeniae propositum.

Многолетнее растение с крепким вертикальным косым корнем и слегка разветвленным и волокнистым каудексом. Стебли 12—35 см выс., прямостоячие или слегка приподнимающиеся, обычно простые, реже однажды ветвистые, ребристые, более или менее шерстистые. Все листья одинаковые, непарно простоперистые, с равными, цельными, слегка низбегающими сегментами и 3- или 5-лопастной не увеличенной верхушкой 4—14 см дл., коротко-черешчатые, изредка с дважды надрезанным прикорневым листом, достигающим 30 см дл., сверху зеленые, рассеянно-щетинистые, по краю завернутые, очень мелко зубчато-шипиковатые, снизу белошерстистые. Корзинки верхушечные, одиночные, вместе с краевыми цветками 5—7 см в диам., с 1—2 прицветными листьями. Обертки 20 мм дл., 20—25 мм шир., широкояйцевидные или почти квадратные; листочки обертки кожистые, от яйцевидных наружных до продолговатых внутренних, зеленоватые; нижние и средние придатки 5—6 мм дл., 2—3 мм шир., пленчатые, от треугольных до широкоэллиптических, внизу заметно суженные, желтоватые, с продольной бурой полоской, по краю равномерно гребенчато вверх изогнуто-реснитчатые, с ресничками, почти равными центральной части; верхние мелко острозубчатые с выемкой на верхушке. Цветки розовые; краевые (лучевые) бесполые, увеличенные, 7—8-лопастные, 30—32 мм дл., со стаминодиями, глубоко скрытыми в трубке венчика; срединные (дисковые) обоеполые, 20—22 мм дл.; надсвязники розовые, 2 мм дл., придатки пыльников не глубоко надрезанные; тычиночные нити 2.5 мм дл., плоские, книзу внезапно суженные, в средней части крупнососочковые. Столбик выше неясно выраженного воротничка пыльцевыметающих волосков, расширенный, плоский; рыльце копьевидное коротко-2-лопастное, с боков до середины бороздчатое. Семянка незрелая.

Тип: Сев. Армения, Гугаркский р-н, Халабский хр., юго-западный склон над с. Маргаовит, 1700—1800 м над ур. м., 14 VI 1961, В. Манакян (ERE, изотипы ERE, G, K, LE).

Паратипы (paratypi): Сев. Армения, Гугаркский р-н, Халабский хр., к юго-востоку от с. Маргаовит, 1700—1800 м над ур. м., 14 VI 1961, А. Ахвердов, Н. Мирзоева; там же, окр. с. Маргаовит, южный склон, 14 VI 1961, Р. Карапетян, Ж. Асланян; там же, между селами Дсех и Дзорагет, степной участок у опушки леса, 1000 м над ур. м., 15 VI 1989, Э. Габриэлян; Ахурянский р-н, окр. с. Крашен, ущелье Махамур, горная степь, 1800—2000 м над ур. м., 16 VI 1989, Э. Габриэлян.

Родство. От всех видов рода отличается одинаковыми по форме непарно простоперистыми листьями с равными, цельными, слегка низбегающими боковыми сегментами и 3—5-лопастным, не увеличенным верхушечным, а также очень крупными, до 7—8 см в диам., ярко-пурпурными корзинками. От более или менее близкого вида *C. somchetica* (Sosn.) Sosn. отличается не только по указанным признакам, но и по форме надсвязников, придатков пыльников, тычиночных нитей и строению рыльца.

Вид назван по имени коллектора и исследователя флоры Армении Врежа Манакяна.

2. **Centaurea geghamensis** Gabr. sp. nov. — Planta perennis rhizomate horizontali vel obliquo et radicibus funiformibus plus minusve longis, basi residuis caulium vetustorum et petiolorum fibrosis praedita. Caules 30—60 cm alti, erecti vel ascendentes, a basi fere 3—7 ramosi, firmi costati, glabri vel araneosi. Folia supra viridia, glabra vel sparse pilosa, subtus griseolo-pilosa, radicalia, 15—22 cm lg., simpliciter pinnata (raro folia 1—2 bipinnata), segmentis lateralibus lanceolatis, apicali vero 3—5-lobo, subamplificato, margine denticulato, caulina pinnatisecta, terminalia pinnatiloba. Capitula terminalia, solitaria, unacum floribus marginalibus 3—4.5 cm in diam., foliis subfloralibus 1—2. Involucri subglobosi vel cilindrici, 2—3 cm lg., 2—3.5 cm lt.; phylla coriacea, levia, ab exterioribus oblongo-ovatis ad interiora oblonga, straminea, viridulo-costata; appendices eciliatae, 6—7 mm lg., 5—6 mm lt., omnino imbricatae, late ovato-triangulares orbiculares, apice obtusiusculae vel rotundatae; inferiores et mediae atro-brunneae, longe ciliatae, ciliis 2—3 mm lg., pallidis, superiores pallidae, breviter ciliatae. Flores rosei, marginales neutri, amplificati, 7—8-lobi, 22—24 mm lg., staminodiis tubo corollae exsertis; centrales hermaphroditi, 18—20 mm lg. Tubus stamineus ad 11 mm lg.; supraconnectiva pallida, angusta, apice obtusiuscula, antherarum appendices subulatae. Filamenta ca. 3 mm lg., plana, sparse magnipapillosa. Stigma 5 mm lg., purpureum, brevissime velutino-pilosum, planiusculum, pilis collectoribus collarium subindistinctum formantibus, apice subdilatatum, obtusiusculum, breviter bilobum. Achenium 5—6 mm lg., 2—2.5 mm lt., oblongum, planum, pallide brunneum; areola elaeosomate prominente; pappus 1.5—2 mm lg., setulis facile deciduis inaequilongis planiusculis serrato-asperis. Discus nectarifer breviter tubulosus, lobis subindistinctis.

Typus: Armenia, brachia juge Geghamici, reservatum Chosrovense, ad ripam dextram fluminis, planities elata, steppa montana 1700—1900 m s. m., 9 VII 1975, E. Gabrielian (ERE, isotypus LE).

Affinitas. A *C. dealbata* Willd. et *C. zuvandica* (Sosn.) Sosn., quibus affinis est, caulibus a basi fere ramosis, ramis 3—7, simis involucro subgloboso vel cilindrico, necnon forma et coloratione appendicum et ciliorum, stigmatis structura et pilorum collectorum collario subindistincti differt.

Многолетнее растение с косым или горизонтальным корневищем и более или менее длинными шнуровидными корнями, у основания с многочисленными волокнистыми остатками старых стеблей и черешков листьев. Стебли 30—60 см выс., прямостоячие или приподнимающиеся, почти от основания ветвистые, с 3—7 ветвями, крепкие, ребристые, голые и паутинисто-опушенные. Листья сверху зеленые, голые или редковолосистые, снизу серовато-опушенные; прикорневые 15—22 см дл., простоперистые (изредка 1—2 листа дважды перистые), с боковыми ланцетными сегментами и 3—5-лопастным, по краю мелкозубчатым, слегка увеличенным верхушечным; стеблевые перисторассеченные; верхушечные перистолопастные. Корзинки верхушечные, одиночные, вместе с краевыми цветками 3—4.5 см в диам., с 1—2 прицветными листьями. Обертки почти шаровидные или цилиндрические, 2—3 см дл., 2—3.5 см шир.; листочки обертки кожистые, гладкие, от продолговато-яйцевидных наружных до продолговатых внутренних, соломенно-желтые, зеленовато-ребристые; придатки (без ресничек) 6—7 мм дл., 5—6 мм шир., полностью черепитчатые, широкояйцевидно-треугольные или округлые, наверху туповатые или округленные; нижние и средние темно-коричневые, с длинными (2—3 мм дл.) светлыми ресничками, верхние светлые, короткоресничтатые. Цветки розовые, краевые бесполые, увеличенные, с 7—8 узкими лопастями, 22—24 мм дл., с выступающими из трубки венчика стаминодиями; срединные (дисковые) обоеполые, 18—20 мм дл. Тычиночная трубка до 11 мм дл.; надсвязники светлые, узкие, на верхушке туповатые, придатки пыльников шиловидные; тычиночные нити около 3 мм дл., плоские, рассеянно-крупнососочковые. Рыльце 5 мм дл., пурпурное, очень коротко бархатисто-волосистое, плосковатое, с едва заметным воротничком пыльцевыметающих волосков, на верхушке слегка расширенное, туповатое, коротко-2-лопастное. Семянка 5—6 мм дл., 2—2.5 мм шир., продолговатая, плоская, светло-коричневая; площадка прикрепления с выступающей элайосомой; паппус 1.5—2 см дл., с легко опадающими разной длины плосковатыми, пильчато-шероховатыми щетинками. Нектарный диск короткотрубчатый, с малозаметными лопастями.

Тип: Армения, отроги Гегамского хр., Хосровский заповедник, правый берег реки, на плато, горная степь, 1700—1900 м над ур. м., 9 VII 1975, Э. Габриэлян (ERE, изотип LE).

Паратипы (paratypi): Армения: Арташатский р-н, ущелье р. Хосров, фриганоидная растительность в можжевеловом редколесье на южных склонах, 1600—2000 м над ур. м., 4 VI 1947, А. Ахвердов; там же, Хосровский заповедник, на крутых песчаных склонах, 1600—1800 м над ур. м., 21 VI 1967, он же; там же, Ехегнадзорский р-н, Айоцдзорский перевал, горная степь, 1900 м над ур. м., 11 VII 1989, Э. Габриэлян.

Родство. От близких видов *C. dealbata* Willd. и *C. zuvandica* (Sosn.) Sosn. отличается по стеблям, почти от основания ветвистым, с 3—7 ветвями, по обертке, почти шаровидной или кубической, а также по форме и окраске придатков и ресничек, строению рыльца и характеру воротничка пыльцевыметающих волосков.

3. Centaurea debedica Gabr. sp. nov. — Planta perennis, radice sat robusta, lignosa verticali vel obliqua et caudice subramoso copiose fibroso. Caules 90—150 cm alti, erecti et ascendentes, tenues, costati, a medio ramosissimi, imferne glabri, parce foliati, superne sparse setoso-pilosi, sat dense foliosi. Folia radicalia cum petiolis longis, tenuibus, 24—42 cm lg., supra viridia, ob pilos setiformes plus minusve densos aspera, margine revoluta, subtus albido- vel griseolo-tomentosa, rarius subglabra; basi albo-tomentosa, pinnatisecta, segmento apicali plus minusve magno, elliptico vel rhombeo, plerumque integro (rarius inaequaliter uni-bidentato), lateralibis minoribus, irregulariter lanceolatis, interdum ad rhachidem decurrentibus; caulina inferiora radicalibus conformia, segmentis minoribus, angustioribus; media tenuiter petiolata, lobis 3—5, anguste lanceolatis et segmento apicali valde amplificato, late elliptico vel lanceolato, basi sensim angustato, apice acutato; superiora integra, tenuiter petiolata, anguste elliptica vel elongato-rhombea, basi sensim angustata, apice acutata, margine minutissime dentato-aculeolata. Capitula apicalia, solitaria, unacum floribus marginalibus 3—4 cm in diam. Involucri 15—19 mm lg., 15—22 mm lt., cylindrici; phylla coriacea, ab exterioribus ovatis ad interiora oblonga, appendicibus 4—5 mm lg., 1.5—2.5 mm lt., paleaceis, fuscidulis, margine cristato-ciliatis, inferioribus triangulari-ovatis, mediis late ovatis, superioribus suborbicularibus, irregulariter lacerato-dentatis. Receptaculum planum, paleis angustis, nitidis, albis, 6—7 mm lg. Flores rosei, marginales (radiales) neutri, amplificati, 5—7-lobi, 22—28 mm lg., staminodiis tubo corollae insertis, centrales hermaphroditi, 20—22 mm lg. Tubus atamineus sat latus (quasi inflatus); supraconnectiva purpurea, angusta, apice inaequilonga, haud arcte adhaerentia; antherae appendicibus bipartitis; filamenta 4 mm lg., angusta, planiuscula, partibus superiore et media minute sparse papillosa. Stylus sub pilis collectoribus collarium subindistinctum formantibus (sub articulatione stigmatis) incrassatus; stigma 5—5.5 mm lg., purpureum, breviter velutino-pilosum, apice obtusiuscule liguliforme, bilobum. Achenium 4—5 mm lg., 2—2.5 mm lt., planum, oblongum, ad basin angustatum, pallide brunneum, sparse pilosum; areola lateralis, elaeosomate prominente; pappus 1—1.5 mm lg., facile deciduus, brunnescens; setulis inaequilongis, planis, a lateribus serrato-asperis, serie interiore reducte. Discus nectarifer breviter tubulosus, lobis 5 obtusiusculis, subreflexis.

Typus: Armenia borealis, distr. Gugark, ad pagum Debed, in xerithamnio, shibliak dicto 1000 m s. m., 3 VIII 1989, M. Oganessian, A. Nersessian (ERE, isotypi ERE, G, K, LE).

Affinitas. A *C. pambakensi* (Sosn.) Sosn., cui sat affinis est, structura omnium foliorum, superiorum integrorum praecipue, necnon appendicum differt. A speciebus ceteris sectionis *Dealbata* Sosn. tubo stamineo latiore, quasi inflato, supraconnectivis, antherarum appendicibus, filamentis et papillositate eorum necnon stylo, stigmatis structura et pilositate ac pilorum collectorum longitudine et dispositione distat.

Многолетнее растение с довольно мощным, деревянистым, вертикальным или косо направленным корнем и слегка разветвленным, обильно волокнистым каудексом. Стебли 80—105 см выс., прямостоячие или приподнимающиеся, тонкие, ребристые, от середины сильно разветвленные, в нижней части голые, слабо облиственные, в верхней части редко щетинисто-волосистые, довольно густо облиственные. Листья прикорневые на длинных тонких черешках, 24—42 см дл., сверху зеленые, шероховатые от более или менее густых щетинистых волосков, по краю завернутые, снизу беловато- или серовато-войлочные, реже почти голые; у основания беловойлочные, перисторассеченные, с более или менее крупным, эллиптическим или ромбовидным, обычно цельным (реже с 1—2 неравными зубцами) верхушечным сегментом или более мелкими, неравномерно ланцетными, иногда низбегающими на ось боковыми сегментами; нижние стеблевые листья сходны с прикорневыми, но с более узкими сегментами и меньших размеров; средние тонкочерешчатые, с 3—5 узколанцетными лопастями и сильно увеличенным, широкоэллиптическим или ланцетным, постепенно книзу суженным и кверху заостренным верхушечным сегментом; верхние листья цельные, тонкочерешчатые, узкоэллиптические или вытянуто-ромбические, постепенно книзу суженные, кверху заостренные, по краю очень мелко зубчато-шипиковатые. Корзинки верхушечные, одиночные, вместе с краевыми цветками 3—4 см в диам. Обертки 15—19 мм дл., 15—22 мм шир., цилиндрические; листочки обертки кожистые, от яйцевидных наружных до продолговатых внутренних; придатки 4—5 мм дл., 1.5—2.5 мм шир., пленчатые, буроватые, по краю гребенчато-реснитчатые, нижние треугольно-яйцевидные, средние широкояйцевидные, верхние почти округлые, неравномерно разорванно-зубчатые. Ложе соцветия плоское, покрытое белыми, блестящими, узкими пленками, 6—7 см дл. Цветки розовые, краевые (лучевые) бесполые, увеличенные, 5—7-лопастные, 22—28 мм дл., со стаминодиями, скрытыми в трубке венчика; центральные (дисковые) обоеполые, 20—22 мм дл. Тычиночная трубка довольно широкая (как бы вздутая); надсвязники пурпурные, узкие, на верхушке неравные, не плотно прилегающие; придатки пыльников двураздельные; тычиночные нити 4 мм дл., узкие, плосковатые, в верхней и средней частях мелко рассеянно-сосочковые. Столбик непосредственно под неясно выраженным воротничком пыльцевыметающих волосков (под сочленением с рыльцем) утолщенный; рыльце 5—5.5 мм дл., пурпурное, коротко бархатисто-волосистое, на верхушке туповато-язычковидное, более или менее 2-лопастное. Семянка 4—5 мм дл., 2—2.5 мм шир., плоская, продолговатая, к основанию суженная, светло-коричневая, рассеянно-волосистая; рубчик боковой, с выступающей элайосомой; паппус 1—1.5 мм дл., легко опадающий, коричневатый; щетинки разной длины, плоские, с боков пильчато-шероховатые, внутренний круг обычно редуцированный. Нектарный диск короткотрубчатый, с 5 туповатыми, слегка отогнутыми лопастями.

Тип: Сев. Армения, Гугаркский р-н, родник у с. Дебед, шибляк, 1000 м над ур. м., 3 VIII 1989, М. Оганесян, А. Нерсесян (ERE, изотипы ERE, G, K, LE).

Паратипы (paratypi): Сев. Армения, Гугаркский р-н, правый берег р. Дебед, окр. с. Дсех, на склоне выше заброшенной дороги, 1250 м над ур. м., 21 VIII 1988, А. Нерсесян (ERE); там же, по краю ущелья р. Марц, 1300 м над ур. м., 20 VIII 1988, А. Нерсесян (ERE).

Родство. От более или менее близкого вида *C. pambakensis* (Sosn.) Sosn. отличается по строению всех листьев, особенно цельных верхних, а также по форме, размерам и окраске обертки и придатков листочков обертки. От остальных видов секции *Dealbata* Sosn. отличается более широкой, как бы вздутой пыльниковой трубкой, надсвязниками, придатками пыльников, тычиночными нитями и характером распределения на них сосочков, а также столбиком, строением и опушением рыльца, длиной и расположением пыльцевыметающих волосков.

4. **Centaurea dittrichii Gabr. sp. nov.** — Planta perennis radicibus funiformibus. Caules 15—25 cm alti, ascendentes vel erecti, tenues costati, a basi vel a medio cubramosi, ima basi longe hirsuti, superius araneosi, ad apicem foliosi. Folia pallide viridia, scabriuscula, subfloccoso-araneosa, glandulis punctatis aureis sat dense obtecta, subtus albo-tomentosa, irregulariter 2—5(9) loba vel pinnatisecta, segmentis lateralibus obovatis vel late ellipticis ad suborbiculata, apice obtusiusculis, praecipue integerrimis, ad rachidem decurrentibus, terminali valde amplificato (ad 9 cm lg., 4.5 cm lt.) interdum inferne grosse dentato, apice subangustato, obtusiusculo; basalia 16—30 cm lg., petiolata, petiolis 5—10 cm lg., caulina 3—7 cm lg., petiolis brevissimis, 1—2 cm lg. Capitulae apicales, solitariae, floribus marginalibus inclusis 5.5 cm in diam. Involucri 1—1.5 cm lg., 1—1.5 cm lt., globosi vel subcubici phylla coriacea, ab exterioribus triangulari-ovatis ad interiora oblonga, viridulo-flavida, appendicibus 4—5 mm lg., 1.5—2 mm lt., paleaceis, obscure fuscidulo-cinnamomeis, margine breviter albido pectinato-ciliolatis, ciliis 1—1.5 cm lg., ab anguste triangularibus ad triangulares, supremis irregulariter dilacerato-dentatis. Receptaculum planum, paleis angustis nitidis albis 4—4.5 mm lg., dense obtectum. Flores pallide rosei, marginales (radiales) neutri, amplificati, 5—7-lobi, 36 mm lg., staminodiis tubo corollae inclusis; mediales (disci) hermaphroditi, 18—20 mm lg., sub limbo subinflati; tubus corollinus 7 mm lg.; supraconnectiva rosea, 2 mm lg., angusta, apice inaequalia, haud arcte adnexa; appendices irregulariter dilaceratae. Filamenta 2.5 mm lg., plana, angusta, linearia, tota longitudine sparse minute glanduloso-papillosa. Stigma 5 mm lg., purpureum, breviter velutino-pilosum, apice subhastatum, breviter bilobum; pili collectores collare breve distinctum formantes. Achenium (non sat maturum) 3 mm lg., planum oblongum, sparse fusco-pilosum. Pappus 1 mm lg. e setis planis inaequilongis, lateribus serrulato-scabris, apice subulatis formatus.

Typus: Iran, Mazandaran, gorge of Chalus river 5 km above Dozd-i-Band. Alt. 1060 m, 11 XI 1965, D. Baker (K!).

Affinitas. Species nostra capitulis structura speciebus affinitatis *C. zangezuri* (Sosn.) Sosn. (1963, Фл. СССР, 28 : 436, non *C. zangezura* Grossh. 1926), appropinquat, a quibus floribus marginalibus longissimis, supraconnectivo angustius triangulato necnon appendicibus antherarum filamentisque differt. Ab omnibus speciebus subgenerus Psephellus foliis valde peculiaribus, segmento nempe terminali valde ampliato late elliptico vel orbiculari praecipue distinguitur.

Species cl. M. Dittrich exploratori Asteracearum celeberrimo dedicatur.

Многолетнее растение со шнуровидными корнями. Стебли 15—25 см выс., приподнимающиеся или прямостоячие, тонкие, ребристые, от основания или с середины слабо разветвленные, у самого основания длинно жестковолосистые, выше паутинисто-опушенные, доверху облиственные. Листья светло-зеленые, слабошероховатые, слегка клочковато-паутинистые, довольно густо покрытые точечными золотистыми железками, снизу беловойлочные, неравномерно 2—5(9)-лопастные или перисторассеченные; боковые сегменты обратнояйцевидные или широкоэллиптические, до почти округлых, на верхушке туповатые, преимущественно цельнокрайные, низбегающие на рахис, верхушечный очень сильно увеличенный (до 9 см дл., 4.5 см шир.), иногда в нижней части крупнозубчатый, на верхушке слегка суженный, туповатый; базальные листья 16—30 см дл., с черешками 5—10 см дл., стеблевые 3—7 см дл., с очень короткими, 1—2 см дл., черешками. Корзинки верхушечные, одиночные, вместе с краевыми цветками 5.5 см в диам. Обертки 1—1.5 см дл., 1—1.5 см шир., шаровидные или почти кубические; листья обертки кожистые, от треугольно-яйцевидных наружных до продолговатых внутренних, зеленовато-желтоватые; придатки 4—5 мм дл., 1.5—2 мм шир., пленчатые, буровато-темно-коричневые, по краю коротко (1—1.5 см) беловато гребенчато-реснитчатые, от узкотреугольных до треугольных, самые верхние неравномерно разорванно-зубчатые. Ложе соцветия плоское, густо покрытое белыми блестящими узкими пленками, 4—4.5 мм дл. Цветки светло-розовые, краевые (лучевые) бесполые, увеличенные, 5—7-лопастные, 36 мм дл., со стаминодиями, скрытыми в трубке венчика; центральные (дисковые) обоеполые, 18—20 мм дл., сразу под отгибом несколько вздутые. Тычиночная трубка 7 мм дл.; надсвязники розовые, 2 мм дл., узкие, на верхушке неравномерно разорванные; тычиночные нити 2.5 мм дл., плоские, узкие, линейные, по всей длине рассеянно мелко железисто-сосочковые. Рыльце 5 мм дл., пурпурное, коротко бархатисто-волосистое, на верхушке слегка копьевидное, коротко-2-лопастное; воротничок пыльцевыметающих волосков ясно заметный, короткий. Семянка (недозрелая) 3 мм дл., плоская, продолговатая, рассеянно буроволосистая. Паппус 1 мм дл.; щетинки плоские, разной величины, с боков пильчато-шероховатые, на верхушке шиловидные.

Тип: Iran, Mazandaran, gorge of Chalus river 5 km above Dozd-i-Band. Alt. 1060 m, 11 XI 1965, D. Baker (K!).

Паратип (paratypus): Iran, Mazandaran, in angustii fl. Czalus 42 km ab opp. Czalus ad trajectum kandavan in humidis ad ripas rivi, 10 IX 1993, E. Gabrielian (ERE).

Родство. По строению корзинки наш вид сближается с видами родства *C. zangezuri* (Sosn.) Sosn. (1963, Фл. СССР, 28 : 436, non *C. zangezura* Grossh. 1926), однако отличается очень длинными краевыми цветками, более узкотреугольными придатками, а также придатками пыльников и тычиночными нитями. От всех видов подрода *Psephellus* отличается совершенно своеобразным строением листьев, особенно сильно увеличенным, широкоэллиптическим или округлым верхушечным сегментом.

Вид назван в честь M. Dittrich — известного исследователя семейства *Asteraceae.*

Несмотря на явное своеобразие этого, впервые увиденного мною в Кью растения, *C. dittrichii* долгое время не описывался из-за неполноты имеющегося в гербарии материала (отсутствия корней и, главное, базальных листьев, строение и размеры которых являются важными для этой группы диагностическими признаками). Необходимо было иметь дополнительный материал и выяснить, не является ли это растение просто отклоняющимся образцом.

Когда в сентябре 1993 г. мне представилась возможность посетить Иран, естественно, я попыталась повторить сборы D. B. Baker из Мазандарана.

Сделать это оказалось не так просто, несмотря на точное указание коллектора: «Gorge of Chalus river 5 km above Dozd-i-Band». Как выяснилось позже, Дозд-и-Банд оказался не населенным пунктом, а всего лишь урочищем, и было неизвестно, где его начало и конец. Следует также отметить, что дорога этого грандиозного, очень красивого ущелья р. Чалус довольно узкая, с неприступными отвесными склонами с одной стороны, глубокими обрывами — с другой, серпантином вьющаяся до самого перевала. Пришлось пройти много километров пути и, уже не надеясь найти этот вид, на 42 км от г. Чалус я обнаружила небольшую популяцию (всего 10 растений), несколько образцов которой было взято. Чуть выше этого места по отвесным скалам стекает вода, благодаря чему они густо поросли изящным папоротником *Adiantum capillus-veneris* и мхами. Эта вода у подножия скал образует ручеек, по берегу которого обитает популяция *C. dittrichii*. Обычно виды псефеллюсов встречаются на более сухих склонах.

5. **Centaurea popovae Gabr. sp. nov.** — Planta perennis. Caules 20—40 cm alti, ascendentes tenues, albo-lanati, sub medium bi-triramosi. Folia supra pallide viridia, sparse floccoso-araneosa, subtus dense albo-lanata; radicalia 12—25 cm lg. (petiolis 3—12 cm lg. inclusis), irregulariter pinnati- vel bipinnatipartita, segmentis plus minusve anguste lanceolatis irregularibus apice acuminatis; caulina eis conformia, sed minora. Capitulae solitariae, floribus marginalibus inclusis ca. 4 cm in diam. Involucri 1.5—1.8 cm lg., 1.5—2 cm lt. Phylla coriacea laevia, viridiuscula, ab exterioribus oblongo-ovatis ad interiora oblonga, appendicibus (ciliis exceptis) suborbicularibus, 4 mm in diam., superne brunneis, ciliis 1—2 mm lg., plerumque brunneis. Flores rosei; marginales neutri 22—25 mm lg., subamplificati 6—7 lobi; mediales hermaphroditi 18—20 mm lg. Supraconnectiva anguste linearia, 2 mm lg., straminea; antherarum appendices bi-trifidae. Filamenta 2—3 mm lg., sat magnipapillosa. Stigma 4 mm lg., inferne subincrassatum, breviter velutinum, pilis collectoribus collare brevissimum subindistinctum formantibus, apice liguliforme breviter bilobum. Achenium 5 mm lg., ca. 3 mm lt. ellipticum planum pallide brunneo-fuscidulum, raro pilosum. Pappus brevissimus 0.3—0.8 mm lg., setis serrulato-scabris inaequilongis facile deciduis. Discus nectarifer breviter tubulosus distincte lobatus.

Typus: Armenia, Zangezur, in viciniis Kadjaran, in angustiis Pkhrutensibus ca. pagum Pkhrut, 2100 m s. m., 30 VII 1970, T. Popova (ERE, iso LE).

Affinitas. A specie propinqua *C. karabaghensis* (Sosn). Sosn. caulibus ramosis, foliorum segmentis minoribus angustis ac acuminatis, involucris minoribus, appendicum ciliorumque forma ac dimensionibus, necnon floribus marginalibus subamplificatis et stigmatum structura differt. A *C. zangezuri* foliis diversissimis, floribus marginalibus minoribus, filamentis latioribus dense magnipapillosis (nec sparse minute papillosis) necnon appendicum antherarum et stigmatum forma distinguitur.

Species collectori et investigatori florae Caucasi T. N. Popovae dedicatur.

Многолетнее растение. Стебли 20—40 см выс., приподнимающиеся, тонкие, белошерстистые, ниже середины 2—3-разветвленные. Листья сверху светло-зеленые, рассеянно клочковато-паутинистые, снизу густо белошерстистые; прикорневые 12—25 см дл. (включая черешки, равные 3—12 см дл.), перисто или дважды перисто неравномерно рассеченные, с более или менее узколанцетными нерегулярными, на верхушке заостренными сегментами; стеблевые сходны с ними, но меньших размеров. Корзинки одиночные, вместе с краевыми цветками около 4 см в диам. Обертка 1.5—1.8 см дл., 1.5—2 см шир.; листочки кожистые, гладкие, зеленоватые, от продолговато-яйцевидных наружных до продолговатых внутренних; придатки (без ресничек) почти округлые, 4 мм в диам., в верхней части коричневые, реснички 1—2 мм дл., обычно коричневые. Цветки розовые; краевые бесполые, 22—25 мм дл., слегка увеличенные, 6—7-лопастные; средние обоеполые, 18—20 мм дл. Надсвязники узколинейные, 2 мм дл., соломенно-желтые; придатки пыльников 2—3-надрезанные; тычиночные нити 2—3 мм дл., довольно крупнососочковые. Рыльце 4 мм дл., в нижней части едва утолщенное, коротко бархатисто-опушенное, с едва заметным очень коротким воротничком пыльцевыметающих волосков, на верхушке язычковидное, коротко-2-лопастное. Семянка 5 мм дл., около 3 мм шир., эллиптическая, плоская, светло-коричнево-буроватая, редко волосистая. Паппус очень короткий, 0.3—0.8 мм дл., с легко опадающими неравной длины пильчато-шероховатыми щетинками. Нектарный диск коротко-трубчатый с заметными лопастями.

Тип: Армения, Зангезур, окр. Каджарана, Пхрутское ущелье, близ сел. Пхрут, 2100 м над ур. м., 30 VII 1970, Т. Попова (ERE, iso LE).

Паратипы (paratypi): Армения, Зангезур, Горисский р-н, между с. Гаржис и г. Горис, лугостепь, 1700 м над ур. м., 29 VII 1986, Э. Габриэлян, К. Таманян, Г. Файвуш (ERE). Iran: Aucher-Eloy, N 4833 (G, G — BOISS.); Elburz Mts: Sof Allamul, between Chalus and Karadj: crevices and ledges on NE facing basalt cliffs, alt. 2130 m, lilac-pink, decumbent stems, I. Archibald, N 2463 (K).

Родство. От близкого вида *C. karabaghensis* (Sosn.) Sosn. наш вид отличается разветвленными стеблями, более мелкими, узкими и заостренными сегментами листьев, более мелкими обертками, размерами и формой придатков и ресничек, слабо увеличенными краевыми цветками, строением рылец. От *C. zangezuri* отличается совершенно иными листьями, более мелкими краевым цветками, более широкими тычиночными нитями, густо покрытыми крупными сосочками (а не рассеянно мелкососочковыми), иной формой придатков пыльников и рылец.

Вид описывается в честь коллектора и исследователя флоры Кавказа Тамары Никитичны Поповой.

6. Centaurea zuvandica (Sosn.) Sosn. subsp. jelenevskyi Gabr. subsp. nov. — A subspecie typica totius plantae magnitudine, foliis supra laevioribus, subtus viridulo-pilosis, eorum segmentis late ellipticis vel obovatis plerumque haud lobatis apice obtusis necnon floribus marginalibus amplificatis distinguitur.

Planta Zangezuri endemica. Habitat in regione montana superiore, in silvis et pratis subalpinis.

Typus: Armenia, Zangezur, distr. Kapan, mons Khustup, pratum subalpinum 2700 m s. m., 3 VIII 1959, E. Gabrielian, A. Jelenevsky (ERE, isotypi LE, MOSP).

Subspecies collectori ac exploratori infatigabile florae Zangezuri A. G. Jelenevskyi dedicatur.

От типового подвида отличается значительно более крупными размерами всего растения, сверху менее шероховатыми, снизу зеленовато-опушенными листьями с широкоэллиптическими или обратнояйцевидными сегментами, преимущественно без лопастей, на верхушке тупыми, а также более увеличенными краевыми цветками.

Эндемик Зангезура. Встречается в верхнем горном поясе, в лесах и на субальпийских лугах.

Тип: Армения, Зангезур, Капанский р-н, гора Хуступ, субальпийский луг, 2700 м над ур. м., 3 VIII 1959, Э. Габриэлян, А. Еленевский (ERE, isotypi LE, MOSP).

Паратипы (paratypi): Армения, Капанский р-н, гора Хуступ, северный склон, 2700 м над ур. м., 16 VIII 1944, А. Тахтаджян (ERE 30236); Армения, близ г. Горис (Герюсы), опушка леса, 17 VI 1947, А. Гроссгейм, И. Ильинская, М. Кирпичников (ERE 117651); Капанский р-н, окр. сел. Давидбек, правый борт ущелья р. Кашуни, смешанный лес, 26 VI 1964, В. Манакян (ERE 117652); Капанский р-н, окр. сел. Шишкерт, левый борт р. Цав, южный травянистый склон в разреженном лесу, 7 VII 1979, Э. Габриэлян (ERE 117653).

Подвид назван в честь коллектора и неутомимого исследователя флоры Зангезура Андрея Георгиевича Еленевского.

7. Centaurea zuvandica (Sosn.) Sosn. subsp. gegharkunikensis Gabr. subsp. nov. — A subspecie typica ramis a basi fere ramosis (nec simplicibus), foliis radicalibus omnino conformibus laciniis lanceolatis quinquelobatis, segmento vero terminali haud amplificato tri-septemlobato necnon floribus marginalibus subamplificatis.

Typus: Armenia, jugum Gegham in viciniis pagi Gegharkunik, pratum herbosum, 2200—2400 m s. m., 12 VIII 1989, E. Gabrielian (ERE, isotypi LE).

Planta Armeniae endemica.

От типового подвида отличается почти от основания разветвленными (а не простыми) ветвями, совершенно одинаковыми прикорневыми листьями с ланцетными, 5-лопастными долями и не увеличенным 3—7-лопастным верхним сегментом, а также слабо увеличенными краевыми цветками.

Тип: Армения, Гегамский хр., окр. сел. Гегаркуник, задернованный луг, 2200—2400 м над ур. м., 12 VIII 1989, Э. Габриэлян (ERE, isotypi LE).

Эндемик Армении.

Приводим ключ для определения подвидов *C. zuvandica* (Sosn.) Sosn.

1. Листья с верхней стороны рассеянно колючещетинистые, жесткие, с нижней беловато- или седовато-войлочные. Все сегменты островатые, лопастные, только верхние низбегающие на ось . . . . 2.

+ Листья с верхней стороны хотя и рассеянно-щетинистые, но не колючие, не жесткие, с нижней стороны зеленовато-опушенные. Все сегменты почти цельные, туповатые и низбегающие на ось . . . . *C. zuvandica* subsp. *jelenevskyi* Gabr.

2. Прикорневые листья сильно варьирующие с яйцевидными, обратнояйцевидные, по краю лопастными или крупнозубчатыми долями; верхний сегмент более или менее сильно увеличенный, 1—3-лопастный. Краевые цветки увеличенные . . . . *C. zuvandica* subsp. *zuvandica*.

+ Прикорневые листья все одинаковые, с ланцетными 5-лопастными долями; верхний сегмент не увеличенный, 3—7-лопастный. Краевые цветки слабо увеличенные . . . . *C. zuvandica* subsp. *gegharkunikensis* Gabr.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Wagenitz G. Centaurea // Flora Iranica. Graz, 1980. Vol. 139b. P. 402—404.

Институт ботаники АН Армении
Ереван

Получено 21 XII 1993

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.951.63(47+57)
© 1994

Я. Стасяк

О НАХОДКАХ НЕКОТОРЫХ ОДНОЛЕТНИХ ВИДОВ РОДА *LINARIA* (*SCROPHULARIACEAE*)

J. STASIAK. ON THE FINDINGS OF SOME ANNUAL SPECIES OF THE GENUS *LINARIA* (*SCROPHULARIACEAE*)

Сообщаются новые данные о нахождениях *Linaria arvensis, L. supina, L. incarnata* и *L. pelisseriana* на территории бывшего СССР.

При таксономической ревизии евроазиатских льнянок из гербарных фондов разных научных учреждений России и стран ближнего зарубежья (в границах бывшего СССР) нами получены новые сведения о распространении на данной территории некоторых однолетних видов рода *Linaria* Hill. Все виды, упоминаемые в статье, интересны тем, что данные о них несколько дополняют хорологические и другие сведения, приведенные С. К. Черепановым во втором издании «Сосудистых растений СССР», ныне издаваемом под названием «Vascular plants of Russia and adjacent countries (the former U. S. S. R.)». С любезного согласия Черепанова мы имели возможность ознакомиться со списком видов рода *Linaria* в корректуре этой работы.

1. *Linaria arvensis* (L.) Desf., 1798, Fl. Alt. 2 : 45. — Льнянка полевая. Черепанов отмечает, что этот вид может быть найден на рассматриваемой территории. По данным J. Abromeit (1898—1940 : 605), вид был обнаружен во второй половине XIX в. в двух местах на территории нынешней Калининградской обл. (Россия): в районе г. Labiau (ныне г. Полесск) («Garten in Caymen, 1886, W. J.» и в г. Insterburg (ныне г. Черняховск) («Adventiv, Leo M.»). Abromeit не удалось подтвердить эти данные повторными сборами. Местонахождения *L. arvensis* в Калининградской обл. не были упомянуты Л. А. Куприяновой (1950, 1955) и другими авторами, такими как С. С. Станков и В. И. Талиев (1957). С другой стороны, Куприянова приводит *L. arvensis* как растение, которое, «возможно, произрастает в западной части Верхне-Днепровского района». Сегодня трудно узнать, какие данные лежали в основе такого предположения. Несмотря на эти высказывания, нами до сих пор не было обнаружено ни одного экземпляра *L. arvensis* из вышеупомянутых районов в следующих гербариях: LE, LECB, MW, MHA, RV, RIG, LATV, KWHA. Л. И. Иванина (1981 : 236) в примечании к секции *Arvenses* (Benth.) Wettst. также сообщает, что «не подтвердилось предположительное указание для *L. arvensis* на территории европейской части СССР».

Е. Г. Победимова (1956) привела *L. arvensis* в составе флоры Калининградской обл. на основе литературных данных, но упомянула только одно из двух известных Abromeit (1898—1940) местонахождений — г. Черняховск. Окрестности этого города и сам город Победимова посещала трижды в 1949 г., но данного вида здесь не обнаружила. Возможно, что для поиска небольшого растения, каким является *L. arvensis*, требуется более внимательный осмотр соответствующих местообитаний вида в Калининградской обл., чем произведенный в течение однодневных, очень длинных (около 50—100 км) маршрутов (см.: Победимова 1956 : 237—238).

2. *Linaria supina* (L.) Chazelles, 1790, Dict. Jard. Suppl. 2 : 39. — Льнянка стелющаяся.

Нами впервые для территории бывшего СССР указываются места сбора этой обычно однолетней льнянки (по A. Chater с соавт., 1972, она также двулетник и многолетник). Все имеющиеся экземпляры *L. supina* были собраны в XIX в. Более современных образцов вида не обнаружено. Экземпляры *L. supina* смешивались с *L. loeselii* Schweigger либо с *L. odora* (Bieb.) Fisch. Найдено всего 6 гербарных листов в коллекциях из европейской части бывшего СССР в следующих гербариях: LE (3 листа), RIG (2), MW (1). Однако только на 3 листах указано место сбора; не всегда отмечены дата и фамилия коллектора. Далее приводятся достоверные местонахождения *L. supina*: «im Sande am Meeresstrand bei Windau [на песке у берега моря вблизи города Вентспилс, Латвия], N 555, lg Pastor Büttner» (LE, RIG), «Riegenholm [окрестности г. Рига], N 647, 1852» (RIG).

Остальные гербарные листы *L. supina* — «Herb. J. Klinge» (LE) и «Герб. Л. Ф. Гольдбах» (MW) — являются неполноценными, так как не содержат данных о конкретных местах сбора. Последний гербарный лист был помещен в обложку для Нижне-Волжского района, но нет уверенности в том, что этот образец был найден именно здесь.

В LE хранится также гербарный лист, на котором смонтированы 3 вида под названием *L. odora*. В действительности эти виды принадлежат к *L. supina*, *L. loeselii* и *Campanula rotundifolia* L. Неизвестно только, к каким экземплярам относятся две имеющиеся здесь этикетки, на которых указаны два разных местонахождения в Прибалтике: 1) «im Sande am Meeresstrand bei Windau, N 555, lg Pastor Büttner», 2) «Palangendünnen [дюны в Паланге, Литва], 8 VII 1883, lg J. Klinge».

L. supina — адвентивный на данной территории вид, занесенный во второй половине XIX в. в окрестности крупных приморских городов Латвии (Вентспилс и Рига) из юго-западной Европы (см. общее распространение этого вида: Hermann, 1956; Clapham et al., 1962; Chater et al., 1972). По-видимому, вид занесен с морским балластом на кораблях. Однолетник появлялся эфемерно на дюнных песках вблизи портов. Попытка вида заселить данную территорию не увенчалась успехом, хотя все хранящиеся растения (всего 15 экземпляров) в момент сбора цвели, а некоторые плодоносили.

Первые сведения о распространении *L. supina* вне основного ее ареала — на юге Британских о-вов (г. Пар, Восточный Корнуолл, 13 IX 1905) — опубликовал F. Davey (1907). Он отметил, что растение было известно в вышеупомянутом месте более 6 лет. Можно полагать, что вид появился вблизи порта Пар приблизительно в конце XIX в. (благодаря морскому балласту, так же как в Прибалтике), хотя автор убеждает нас в натуральности данного местонахождения. A. Clapham с соавт. (1962, 1968) и C. Stace (1991) сомневаются в нативности *L. supina* в Великобритании. Согласно Davey (1907), вид *L. supina* создавал в 1905 г. крупные группировки вдоль песчаного пляжа вокруг морского порта Пар. Кроме того, он проник на открытые места у обочин дорог, вдоль ж.-д. насыпей (между станциями Blazey—Fovey). Растение после успешной инвазии на свойственные ему песчаные места вблизи порта вскоре натурализовалось в открытых синантропных местообитаниях. В настоящее время вид *L. supina* известен в нескольких местах в восточном и западном Корнуолле и в южном Девоне, а иногда случайно — в других местах. Числится он во флоре Великобритании как очень редкое растение [RR] (Stace, 1991).

Chater с соавт. (1972) приводят *L. supina* в числе адвентивных видов не только для Британских островов, но и для Швеции. Обобщая сказанное, следует подчеркнуть, что приведенные нами местонахождения *L. supina* в Латвии свидетельствуют о распространении вида антропогенным путем (в XIX в.) еще в одну европейскую страну.

Отличия *L. supina* от *L. arvensis* достаточно убедительны, однако у этих видов существует много сходных признаков, особенно в области вегетативных органов; вот почему первоначально исследуемый материал (MW, RIG) был мною определен как (cfr) *L. arvensis* (teste J. Stasiak, 1990).

Имеющиеся в гербариях России и Латвии образцы *L. supina* наиболее близки к разновидности *L. supina* var. *maritima* (DC.) Duby, если сравнить их с экземплярами, которые собраны, например, на приморских дюнах Испании: «Laredo (Santander), N 8. 187, 20 VI 1975, lg A. Segura Zubizarreta (LE)». У этой разновидности часто существуют боковые разветвления вблизи соцветия. Обычно стебли у *L. supina* одиночные и с довольно длинными безлистными промежутками ниже соцветия (Hermann, 1956; Clapham et al., 1962; Chater et al., 1972; Stace, 1991). Из одного вертикального корня отходит несколько стелющихся внизу и восходящих вверх стеблей, что создает впечатление розетки. В отличие от *L. supina* стебли *L. arvensis* обычно прямостоячие, разветвленные в нижней части. Листья у *L. supina* мутовчатые внизу и очередные вверху (так же как у *L. arvensis*), линейные или линейно-продолговато-ланцетные, 5—20 (35) мм дл., (0.5) 1—1.5 мм шир. Стебли и листья вне соцветия у обоих видов голые, а сами соцветия опущенные железистыми волосками. Обилие и длина этих волосков изменяются у *L. supina* в зависимости от их расположения в определенной части соцветия. Так, у основания завязи, на цветоножках и на оси соцветия (иногда также снаружи долей чашечки) железистые волоски 0.5—1 мм дл., а по краям и на внутренней стороне долей чашечки они короче, 0.1—0.25 мм дл. Растения *L. supina* обычно более низкие (5—15 (35) см), чем у *L. arvensis* ((10) 20—30 (50) см).

Главные признаки, по которым можно отличать *L. supina* от *L. arvensis*, — размеры, форма и окраска венчика (см. таблицу). По этим признакам цветки заносного во флоре России и Прибалтики *L. supina* ближе к цветкам *L. loeselii* или *L. odora*, чем к цветкам *L. arvensis*. Это, по-видимому, является основной причиной смешивания *L. supina* с другими льнянками в течение многих лет.

3. *Linaria incarnata* (Vent.) Spreng. 1825, Syst. Veg.: 796 (=*L. bipartita* auct. fl. eur. non (Vent.) Willd.). — Льнянка мясо-красная.

Родиной вида являются Португалия и Испания (Chater et al., 1972). На территории бывшего СССР он отмечается как заносное растение, имеющее достаточно широкий ареал. Куприянова (1950, 1955) и Иванина (1981) указывают следующие флористические районы распространения вида: Двинско-Печорский (Коми АССР: Воркута), Ладожско-Ильменский, Верхне-Волжский (Московская обл.), Волжско-Донской (Воронежская обл.).

Однако названными авторами не были приняты во внимание литературные данные о местонахождениях *L. incarnata* в Прибалтике. Abromeit (1898—1940 : 606) отмечал этот вид в Литве, в окр. г. Memel (ныне Клайпеда), «у дороги к морскому маяку, 1884 и 1896, lg Kühnm.». Позднее в этом месте вид обнаружить не удалось. Это местонахождение отмечено также в «Lietuvos TSR Flora» (1976 : 426), по данным которой *L. incarnata* «довольно часто растет в огородах и садах, иногда дичает и может случайно расти вне городских огородов».

В «Latvijas PSR Flora» (1959 : 207) приводятся места сбора *L. incarnata* в нескольких городах Латвии: Лиепае, Риге, Юрмале и Сигулде. Л. Табака с соавт. (1988 : 118) также включают этот вид в список флоры сосудистых

Отличительные признаки *Linaria supina* и *L. arvensis*

Признаки	*Linaria supina*	*Linaria arvensis*
Окраска венчика	Бледно-желтая, желтая, иногда с фиолетовыми жилками на долях нижней губы или с розовыми пятнами	Бледно-голубая или бледно-фиолетовая
Длина венчика со шпорой	(14.8)19—24.5(27) мм	(2.5)4—7(9) мм
Длина верхней губы (от верхушки до завязи)	(10)13—15 мм	1—3(4) мм
Длина нижней губы (от верхушки до завязи)	(7.5)9—10 мм	1—2(3) мм
Форма шпоры	Прямая или слегка изогнутая	Обычно изогнутая почти под прямым углом от длинной оси венчика
Тычинки	По краям щели пыльника обычно широкие синие полоски, остальная его часть желтая	По краям щели пыльника иногда узкие синие полоски
Коробочка	Обычно равна чашечке, 4—6.5 мм дл., 4—6.5 мм шир.	Обычно длиннее чашечки, 4—6 мм дл., 4—6 мм шир.
Семена	Дисковидные с широким перепончатым краем, с гладкой поверхностью (как на экземплярах из Прибалтики) или бугорчатые, 2—2.8 мм дл., 2—2.5 мм шир.	Дисковидные с перепончатым краем, с гладкой поверхностью или с мелкими бугорками, 1—1.5 мм дл., 1—1.5 мм шир.

растений Латвии, но с обобщенной пометкой «дичает; очень редко; в садах по окраинам огородов», без указания мест сбора редкого растения.

В «Eest NSV Flora» (1969) не отмечается *L. incarnata*, но в соседней Финляндии на карте распространения показано восемь местонахождений данного вида (Hämet-Ahti et al., 1984).

Нами впервые указывается место сбора *L. incarnata* в Сибири: «Читинская обл., на берегу р. Читы, в окр. г. Чита, почва глинистая, 23 VII 1912, lg А. М. Стерьхов» (LE) (teste J. Stasiak, 1992). Экземпляр этого вида с прекрасно сохранившейся окраской венчика и листьев хранился в гербарии под названием *L. reticulata* Desf. (det. Ikonnikov-Galitzky, 22 V 1925).

В Гербарии БИН РАН (LE) нами также обнаружен гербарный лист *L. incarnata* (teste J. Stasiak, 1992) среди сборов, определенных как *L. odora* и лежащих в обложке вместе с растениями из Крыма. Однако этикетка гербарного образца *L. incarnata* («Herb. Schrade») не содержит сведений о месте его сбора. Данный вид не приведен в «Определителе высших растений Крыма» (1972).

4. *Linaria pelisseriana* (L.) Miller, 1768, Gard. Dict. 8 ed., N 11. — Льнянка Пелиссе.

Во «Флоре СССР» Куприянова (1955), основываясь на данных К. Ф. Ледебура, ограничивает распространение вида на территории бывшего СССР только Кавказом. Этот южноевропейский (средиземноморский) вид был впервые указан для Кавказа Ледебуром (Ledebour, 1847—1849), а затем E. Boissier (1879): «prov. Transcaucasicarum (Wittm. ex Ledeb.)» и А. А. Гроссгеймом (1932 : 370, 1949 : 304): «Центральное Закавказье». Однако Гроссгейм (1932 : 370) отмечал: «указание требует проверки». По мнению Л. М. Кемуларии-Натадзе (1952 : 517), также требуется дальнейшее изучение упомянутого местонахождения, так как в гербарных коллекциях с территории Кавказа ею не обнаружены образцы *L. pelisseriana* для данного района. Одновременно она указывает *L. pelisseriana* для Картли (Восточная Грузия), где этот вид растет до среднего пояса гор.

В Гербарии БИН РАН (LE) имеются экземпляры *L. pelisseriana*, собранные в XIX в. на территории Кавказа, в существовании которых сомневались некоторые авторы: «Herb. Ledeb., In campis, N 733.12, lg Wittman». Другой экземпляр вида с этой же территории был ошибочно определен как *L. odora* (det. E. Wulff): «In campis prope Derbad, 18 VIII 1830» (LE).

Помимо Кавказа вид *L. pelisseriana* был найден еще в двух пунктах бывшего СССР: 1) «Rossia media, lg et det. Lehmann» (LE) (teste J. Stasiak, 1993); 2) «Алтай» (LE) (teste J. Stasiak, 1992). Алтайские, хорошо сохранившиеся экземпляры вида были обнаружены нами среди сборов *L. praecox* Bunge. Вышеупомянутые два местонахождения *L. pelisseriana* публикуются впервые.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 3. Сер. 2. Тифлис, 1932. 405 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Иванина Л. И. *Linaria* Mill. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 229—236.

Кемулария-Натадзе Л. М. *Linaria* Juss. // Флора Грузии. Тбилиси, 1952. Т. 7. С. 497—518.

Куприянова Л. А. Систематический обзор льнянок СССР // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1950. Вып. 9. С. 38—70.

Куприянова Л. А. *Linaria* Mill. // Флора СССР. М.—Л., 1955. Т. 22. С. 178—225.

Определитель высших растений Крыма. Л., 1972. 550 с.

Победимова Е. Г. Состав, распространение по районам и хозяйственное значение флоры Калининградской области // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. 1956. Вып. 10. С. 225—329.

Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. 2-е изд. М., 1957. 741 с.

Табака Л., Гаврилова Г., Фатаре И. Флора сосудистых растений Латвийской ССР. Рига, 1988. 195 с.

Abromeit J. *Linaria* Tourn. // Flora von Ost- und Westpreussen. Königsberg, 1898—1940. Bd 1. S. 604—607.

Boissier E. Flora Orientalis. T. 4. Geneve, 1879. 866 p.

Chater A. O., Valdes B., Webb D. A. *Linaria* Mill. // Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 226—236.

Clapham A. R., Tutin T. G., Warburg E. F. Flora of the British Isles. Cambridge, 1962. XLVIII. 1269 p.

Clapham A. R., Tutin T. G., Warburg E. F. Excursion flora of the British Isles. Cambridge, 1968. XXXIV. 579 p.

Devery F. H. *Linaria supina* Desf. // J. Bot. (London). 1907. Vol. 45. P. 161. (Watson Exchange Club Report 1905).

Eest NSV Floora. T. 4. Tallin, 1969. 765 p.

Hämet-Ahti L., Suominen J., Ulvinen T., Uotila P., Vuokko S. Retkeilykasvio. Helsinki, 1984. 544 p.

Hermarnn F. Flora von Nord- und Mitteleuropa. Stuttgart, 1956. XII. 1154 S.

Latvijas PSR Flora. T. 4. Riga, 1959. 524 p.

Ledebour K. F. Flora Rossica. T. 3. Stuttgart, 1847—1849. 866 p.

Lietuvos TSR Flora. T. 5. Vilnius, 1976. 611 p.

Stace C. A. New flora of the British Isles. Cambridge, 1991. XXX. 1226 p.

Центр биологии моря Польской АН
Гдыня, Польша

Получено 9 XII 1993

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.94 : 002.01 : 581.9

© 1994

Т. И. Плаксина. Сосудистые растения Жигулевского заповедника. (Аннотированный список видов) / Под ред. В. Н. Тихомирова. Флора и фауна заповедников СССР. Комиссия Российской академии наук по заповедному делу. Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова РАН. М., 1992. 89 с. Тираж 4000 экз. Цена 3 р.

S. V. SAKSONOV. *T. I. PLAKSINA.* VASCULAR PLANTS OF ZHIGULYOVSKY RESERVE. 1992

Вышла в свет очередная публикация о флоре особо охраняемой природной территории.

Явление это очень отрадное. Несмотря на многолетнюю работу по изучению флоры во многих заповедниках, лишь для небольшого числа из них опубликованы списки видов. Это обусловлено в основном нехваткой квалифицированных ботаников-флористов, сложностями публикации списков видов флоры и в какой-то степени отсутствием заинтересованности специалистов в обобщении многолетних результатов своих исследований. И вот в 1987 г. в Комиссии по координации научных исследований в государственных заповедниках АН СССР (с 1991 г. — Комиссия по заповедному делу РАН) были предприняты шаги к координации и экспресс-публикации завершенных инвентаризационных списков флоры и фауны всей страны. Надо отдать должное вдохновителям и непосредственным инициаторам выпусков «флор» и «фаун» — ученому секретарю Комиссии к. б. н. Т. М. Корнеевой и настоящему ее председателю чл.-корр. РАН проф. В. Н. Тихомирову, благодаря стараниям которых уже вышло 44 списка из этой серии.

Здесь мы остановимся только на 24 опубликованных флористических выпусках серии.

Все вышедшие инвентаризационные списки составлены по одному плану: семейства, роды и виды расположены по филогенетической системе. Это значительно повышает ценность списков и облегчает работу по сравнительному анализу флор особо охраняемых природных территорий. Вместе с тем в этих списках было бы легче ориентироваться, если бы они ранжировались до семейств в филогенетическом порядке, а внутри семейств — в алфавитном. Как показывает опыт, очень удобны в работе списки флор, построенные в алфавитном порядке, за исключением таксонов ранга «отдел». Наглядным доказательством этого служит одна из последних работ Н. Н. Цвелева по Хопёрскому заповеднику (1988).

Важным дополнением к публикуемым спискам, на наш взгляд, являются итоговые таблицы, в которых помещены сведения об изменениях видового состава флоры заповедника (виды растений, исчезнувшие или появившиеся в последнее время), однако достоверность подобных сведений порой вызывает сомнения. Подробному анализу причин «исчезновения» видов из флоры на примере Жигулевского заповедника мы посвятили специальную работу (Саксонов, 1992).

К сожалению, издатели поставили Комиссию по заповедному делу в затруднительное положение, ограничив объем публикуемых флор 3—5 печатными листами и рядом других жестких требований, которые снизили информативность изданий. Так, ограниченный объем изданий не позволяет помещать более или менее подробное предисловие (краткий очерк природных условий заповедника и его флоры, описание истории изучения вопроса, состояния растительного покрова и современных проблем его сохранения). Для многих видов в силу их малой изученности, спорности или редкой встречаемости необходимы более подробные примечания, но их невозможно сделать в рамках заданного объема. По той же причине библиографические списки этих книг крайне неполны.

Все это не умаляет достоинства серии «Флора и фауна заповедников». Главное, что серия живет, выходит, в заповедниках работают ботаники и знают, что их труд увидит свет и довольно быстро. Ведь прохождение рукописи от момента получения ее в Комиссии до выпуска тиража по нынешним условиям мгновенное — от 5 до 10 месяцев! Остается надеяться на то, что в ближайшее время все заповедники России будут иметь опубликованные флористические списки, и тогда очередь дойдет до всеобъемлющей сводной работы, в которой можно будет подытожить огромный труд нескольких поколений ботаников заповедников.

Перейдем к флористическому выпуску этой серии, посвященному Жигулевскому заповеднику, и на его примере постараемся высказать пожелания авторам будущих «флор».

Изучение флоры Жигулей и территории, ныне занимаемой Жигулевским заповедником, продолжается уже свыше 200 лет (более подробную историю ее изучения см: Саксонов, 1990а), однако оно еще не закончено. Несмотря на огромную библиографию по флоре этой территории, значительную когорту замечательных исследователей (С. И. Коржинский, В. И. Смирнов, А. Ф. Флеров, Р. И. Аболин, И. И. Спрыгин, Д. И. Литвинов и др.), работавших здесь, достаточно обобщающей сводки так и не было опубликовано. Несомненно, что труд Т. И. Плаксиной — это явный прогресс в изучении флоры Жигулей, так как она подводит итог как многолетним предшествующим исследованиям ботаников, так и личным, начатым ею с 1972 г.

Следует подчеркнуть, что изучение флоры Жигулей представляет определенные трудности для исследователя. Особенности генезиса этой своеобразной территории (тектонический кряж, состоящий из древнейших каменноугольных и пермских известняков и доломитов, лежащих на дневной поверхности или перекрытых более молодыми четвертичными отложениями) и ее физико-географического положения (на стыке ландшафтных зон и на рубеже Европы и Азии) на фоне общего формирования и развития природно-территориальных комплексов Восточной Европы придают растительному покрову Жигулей и всей излучины Волги в целом (Самарская Лука) специфический облик. Биогеографы знают, как сложно районировать эту территорию — часть Приволжской возвышенности, так как в ней прослеживается сходство с Южным Уралом, с Северным Казахстаном, отдаленно с Крымом или даже с Кавказом. В составе биоты описаны не только целые комплексы северных (таежных) или южных (степных, полупустынных) видов, но также западноевропейские и восточносибирские элементы (Спрыгин, 1929; Дмитриев, 1935; Снигиревская, 1951; Юргенсон, 1981; Кудинов, 1989). Жигули явились одним из рефугиумов ледникового периода (Лавренко, 1930); здесь выявлена целая группа реликтовых видов растений различных геологических периодов (Спрыгин, 1937, 1941). Специфичность флоры Жигулей подчеркивается наличием эндемичных видов, изучение которых продолжается (Сидорук, 1950; Плаксина, 1979; Саксонов, 1990б). Только за последние 20 лет с территории Жигулей описано 4 новых для науки вида сосудистых растений (Краснова, 1972; Иконников, 1970; Саксонов, 1990в;

Саксонов, Рыков, 1992), этим подтверждается мнение И. И. Спрыгина о продолжающемся видообразовании в Жигулях. Кроме того, необходима критическая ревизия более чем 100 видов, отклоняющихся от типичных форм (Спрыгин, 1929, 1934).

Изучение флоры заповедников, по нашему мнению (Саксонов, 1990), должно отличаться от обычных широкомасштабных флористических исследований бóльшими углубленностью и детализацией. Во-первых, в заповедниках ведутся стационарные исследования, а это дает возможность углубленно изучать флору, покрывать территорию заповедника не только сетью случайных одноразовых маршрутов, но и сетью стационарных пробных площадей, на которых можно вести наблюдения как за флористическими флуктуациями, так и за различными особенностями растений, позволяющими использовать их в целях поиска дифференцирующих признаков видового и внутривидового уровней. Последнее предпочтительнее, так как способствует детализации флористических исследований, распознанию флоры на внутривидовом уровне, что может способствовать дальнейшему развитию концепции вида и приоткрыть тайну видообразования. Во-вторых, в приоритетном направлении изучения и сохранения биологического разнообразия внимание в значительной степени акцентируется на биоте особо охраняемых природных территорий, а для этого уровень ее инвентаризации должен быть дробным и глубоким — до внутривидовых таксонов.

По данным Т. И. Плаксиной, флора Жигулевского заповедника включает в себя 847 видов. Остается сожалеть, что эта цифра уже во время работы автора над брошюрой устарела, так как не было учтено несколько работ, в которых содержались сведения о дополнительных видах, не вошедших в обработку флоры заповедника Т. И. Плаксиной. Уместно восполнить этот пробел и ознакомить читателя с 21 новым видом флоры: *Najas marina* L., *Elatine alsinastrum* L. (Саксонов, 1988); *Erigeron politus* Fries., *Artemisia commutata* Bess., *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. (Саксонов, 1989); *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb., *Elymus fibrosus* (Schrenk) Tzvel., *Elytrigia trichophora* (Link) Nevski, *Festuca polesica* Zapal., *F. pseudovina* Hack. ex Wiesb., *Phleum nodosum* L., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Hierochloë repens* (Host) Beauv., *Koeleria sabuletorum* (Domin.) Klok. (Саксонов, Цвелев, 1990); *Potamogeton berhtoldii* Fieb., *P. trichoides* Cham. et Schlecht., *P. nodosus* Poir (место обитания последнего находится непосредственно на границе заповедника) (Цвелев, Саксонов, 1989); *Amaranthus lividus* L., *Epilobium rubescens* Rydb., *Lepidium densiflorum* Schrad, *Polygonum novoaskanicum* Klok. (Саксонов, Чап, 1990). Но и этим не закрывается список растений заповедника: в настоящее время в печати находится несколько работ, дополняющих его; кроме того, еще не полностью обработан гербарий заповедника, в котором, несомненно, найдутся новинки для флоры Жигулей. Таким образом, во флоре Жигулевского заповедника насчитывается 950—1000 видов.

Одним из недостатков работы Т. И. Плаксиной следует считать отсутствие конкретного указания на территорию, охваченную «флорой». Это очень важно, так как публикуемые списки флор особо охраняемых природных территорий составляют фундамент флористического мониторинга, становление которого происходит в заповедниках России. Все временные изменения, происходящие во флоре, будут оцениваться по гербарным данным и опубликованным работам до тех пор, пока не будут составлены точечные карты распространения видов (но и для составления таких карт все равно будут учитываться все проделанные работы). Поэтому в данном случае от исследователей требуется корректность в описании видов, произрастающих вне границ заповедника, на его границах или вблизи границ. И, конечно же, не следует увлекаться пополнением списка флоры видами, не произрастающими на территории собственно заповедника. Так, в брошюре

Т. И. Плаксиной приведены *Equisetum* × *trachyodon* (под № 21), обнаруженный нами (Саксонов, Плаксина, 1990) не в границах заповедника, а на территории так называемой охранной зоны (ее северной части); *Salvia nutans* L. (под № 636), выявленный нами (Саксонов и др., 1986) довольно далеко от границ заповедника, в окр. г. Жигулевска; *Digitalis grandiflora* Mill. (под № 637), также произрастающий вне заповедника (Саксонов и др., 1987).

Безусловно, виды, произрастающие вне заповедника, вблизи от его границ, должны регистрироваться и вноситься в список, но присваивать им номера, как и видам собственно заповедника, наверное, не совсем правильно. Лучше сделано во «Флоре Хопёрского государственного заповедника» (Цвелев, 1988): в едином списке виды имеют двойную нумерацию. Первый номер (за скобками) дается только для видов, растущих в заповеднике, второй (в скобках) — для всех включенных в список видов, в том числе и известных за пределами заповедника.

Важной частью аннотации списка является описание распространения вида по изучаемой территории. С этой целью необходимо разработать унифицированную типологию мест произрастания, чтобы каждый вид занял свое место в системе биоценотопов. Преимущество такой классификации очевидно. Она позволит дать представление о распространении видов по биотопам, проследить их фитоценотическую и экологическую приуроченность. К сожалению, во многих опубликованных флорах, в том числе и в работе Т. И. Плаксиной по Жигулевскому заповеднику, этот существенный вопрос не разработан. Наверное, поэтому при описании распространения видов получились не слишком удачные аннотации, например «549. *Falcaria vulgaris* Bernh. — Резак обыкновенный. Обычно на лесостепных склонах гор и долин (разрядка наша — *С. С.*), на залежах, в огородах, по обочинам дорог, на улицах у заборов» (Плаксина, 1992 : 49); «550. *Pimpinella saxifraga* L. — Бедренец камнеломка. Обычно на луговостепных склонах Жигулей и долин, на остепненных участках о. Середыш-Шалыга» (там же). «Лесостепные поляны» (с. 49), «лесостепные опушки» (с. 50), «лесолуговые склоны гор и долин» (с. 51), «лесостепные склоны Жигулей» (с. 53), «лесолуговые сообщества по склонам гор» (с. 39), «остепненные склоны гор» (с. 54), «лесолуговые сообщества» (с. 55), «луговые северные склоны Жигулей» (с. 53), «луговостепные долины» (с. 53), «степные дороги» (с. 53), «остепненные лесные дороги» (с. 60), «лесостепные дороги» (с. 67) — эти места обитания приводит Т. И. Плаксина, описывая распространение жигулевских видов. Даже местному ботанику, работающему на этой территории, трудно отчетливо представить, что все-таки имеется в виду.

Разработка классификации мест произрастания для отдельных заповедников и увязка их между собой — задача интересная и в научном, и в практическом отношении. Подобные попытки уже делались Л. Н. Раменским, Т. А. Работновым и другими исследователями.

И все же очень отрадно, что завершился очередной этап инвентаризации интереснейшей флоры — флоры Жигулевского заповедника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дмитриев Г. В. Материалы к энтомофауне Жигулевских гор // Энтомол. обозр. 1935. Т. 25. № 3-4. С. 254—264.

Иконников С. С. Заметки о гвоздичных (*Caryophillaceae*) // Нов. сист. высш. раст. 1979. Т. 15. С. 144—149.

Краснова А. Н. Два новых вида качима (*Gypsophila*) с Поволжья // Нов. сист. высш. раст. 1972. Т. 9. С. 156—159.

Кудинов К. А. Жигулевский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники европейской части СССР. М., 1989. Т. 2. С. 207—232.

Лавренко Е. М. Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем // Журн. Русск. бот. о-ва. 1930. Т. 15. № 4. С. 351—363.

Плаксина Т. И. Лесные эндемы Среднего Поволжья // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев, 1979. С. 113—121.

Саксонов С. В. Изменение видового состава флоры гидатофитов Жигулевского заповедника за 60 лет // Вторая Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям. Тез. докл. Борок, 1988. С. 42—43.

Саксонов С. В. Изменение видового состава флоры сосудистых растений островов Жигулевского заповедника // Растительный и животный мир заповедных островов. М., 1989. С. 183—185.

Саксонов С. В. Основные этапы изучения флоры и растительности Самарской Луки // Социально-экологические проблемы Самарской Луки. Тез. докл. Второй науч.-практ. конф. Куйбышев, 1990а. С. 70—73.

Саксонов С. В. Волго-Уральские эндемы на Самарской Луке // Молодые ученые и специалисты — производству. Обл. науч.-практ. конф. Сб. 1. Куйбышев, 1990б. С. 65.

Саксонов С. В. Новый вид рода *Cerastium* (*Caryophhillaceae*) с Жигулей // Бот. журн. 1990в. Т. 75. № 8. С. 1168—1169.

Саксонов С. В. О совершенствовании флористических исследований и развитии гербарного дела в заповедниках лесной зоны европейской части СССР // Научные исследования в заповедниках и принципы разработки программ для заповедников лесной зоны европейской части СССР. Тез. докл. регионального семинара. Ужгород, 1990г. С. 96—99.

Саксонов С. В. Ревизия группы исчезнувших видов Жигулевского заповедника // Охрана и изучение редких видов в заповедниках. М., 1992. С. 44—60.

Саксонов С. В., Плаксина Т. И. Новый для флоры Среднего Поволжья вид хвоща — *Equisetum* × *trachiodon* (*Equisetaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 251—252.

Саксонов С. В., Раков Н. С. *Anemonoides* × *korzhinsky* (*Ranunculaceae*) — новый гибридогенный вид из Среднего Поволжья // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 1. С. 113—115.

Саксонов С. В., Цвелев Н. Н. Находки новых для флоры Жигулевского государственного заповедника видов злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1309—1310.

Саксонов С. В., Чап Т. Ф. Первое дополнение к списку сосудистых растений Самарской Луки // Молодые ученые и специалисты — производству. Обл. науч.-практ. конф. Сб. 1. Куйбышев, 1990. С. 67.

Саксонов С. В., Чап Т. Ф., Костылева Н. И. Новые данные по флоре Жигулевского заповедника и Самарской Луки // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев, 1986. С. 105—114.

Саксонов С. В., Чап Т. Ф., Терентьева М. Е. Новые виды флоры Жигулевского заповедника // Редкие виды растений в заповедниках. М., 1987. С. 109—115.

Сидорук И. С. Реликты и эндемики Самарской луки // Охрана природы. М., 1950. Вып. 12. С. 141—143.

Снигиревская Е. М. Куйбышевский заповедник // Природа Куйбышевской области. Куйбышев, 1951. С. 363—384.

Спрыгин И. И. Жигулевский заповедник // Охрана природы. № 3. 1929. С. 80—84.

Спрыгин И. И. О составе, изученности и дальнейшем изучении флоры Куйбышевского края // Сов. ботаника. 1934. № 6. С. 93—102.

Спрыгин И. И. Флора юго-востока европейской части СССР. Т. VI. Реферат // Сов. ботаника. 1937. № 3. С. 135—139.

Спрыгин И. И. Реликтовые растения Поволжья // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.—Л., 1941. Вып. 1. С. 293—314.

Цвелев Н. Н. Флора Хопёрского государственного заповедника. Л., 1988. 191 с.

Цвелев Н. Н., Саксонов С. В. Новые виды рдестов флоры Самарской Луки // Гидробиологические исследования в заповедниках СССР. Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1989. С. 162—163.

Юргенсон П. Б. Опыт зоогеографического анализа фауны Жигулей и Самарской Луки // Эколого-фаунистические исследования в заповедниках. М., 1981. С. 119—129.

С. В. Саксонов

Жигулевский государственный
заповедник им. И. И. Спрыгина
Пос. Бохилова поляна

Получено 26 IV 1993

УДК 019.94 : 002.01 : 581.1

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 4

М. В. Ракова. Биология редких видов растений заповедника «Кедровая падь». Т. 250. Владивосток, 1992. 175 с.

YU. A. ZLOBIN. *M. V. RAKOVA.* BIOLOGY OF RARE PLANT SPECIES IN «KEDROVAYA PAD» RESERVE. 1992

В связи с осознанием в 70—80-х годах текущего столетия того, что все большее число видов растений исчезает или переходит в категорию редко встречающихся, вполне закономерно встал вопрос о тщательном изучении биологии и экологии таких видов. Поэтому опубликованная М. В. Раковой книга естественно вливается в русло многочисленных публикаций по этой проблеме. В то же время исследование М. В. Раковой отличается несомненной самобытностью.

Во-первых, объектом ее работ послужили растения крайнего юга Дальнего Востока, являющиеся в значительной степени третичными реликтами. Во-вторых, наблюдения над изучаемыми растениями продолжались достаточно долго — с 1975 по 1990 г. В-третьих, исследование проведено по комплексной программе, охватывающей все основные особенности биологии и экологии каждого из изучаемых растений. Наконец, в-четвертых, редкие растения изучались в условиях заповедника, т. е. виды были защищены от прямых антропогенных влияний.

М. В. Ракова исследовала 12 видов редких растений российского Приморья:

Girardinia septentrionalis
Viola extremi-orientais
V. rossii
Oxalis obtriangulata
Aralia continentalis
Liparis krameri
L. makinoana
L. japonica
Oreorchis patens
Cephalanthera longibracteata
Spirantes sinensis
Arisaema japonicum

Основная часть рецензируемой монографии посвящена описаниям биологии и экологии этих видов, сделанным по единой схеме. Для каждого вида приведены номенклатура и внутривидовая систематика, географическое распространение, морфологические особенности, онтогенез с подразделением его на возрастные этапы, по Т. А. Работнову, численность и возрастной состав популяций, сезонное развитие, способы размножения и распространения, характеристика условий среды, в которых произрастает данный вид, консортивные связи, особенности использования, данные по опыту интродукции, оценка категории редкости и меры по охране. При сборе материала по редким видам М. В. Ракова пользовалась достаточно современными методами популяционной биологии растений.

Открывается рецензируемая книга краткой характеристикой заповедника «Кедровая падь» и описанием методов исследования растений и условий их произрастания. Значительный интерес представляет заключительная глава книги, в которой автор формулирует свои представления об особенностях жизненности изученных редких видов и факторах устойчивости их популяций.

Основную часть текста (примерно 70%) занимают конкретные описания каждого из изученных видов, где читатель найдет уникальные материалы. Впервые для редких растений Дальнего Востока проведена периодизация онтогенеза. Многие сведения по биологии и экологии этих растений приведены впервые и представляют несомненную научную ценность. Так, оказывается, что *Girardinia septentrionalis* — однолетнее растение, тогда как ранее этот вид рассматривался как многолетник. У *Viola extremi-orientalis* обнаружен диморфизм листьев и установлен сезонный характер этого явления. Замечено, что у этого вида, как и у близкого к нему *V. pacifica*, цветение раздвинуто по времени суток, что является механизмом предотвращения межвидовой гибридизации. Выявлена сменяемость типов возобновления у *V. rossii*: в годы с нежарким летом этот вид размножается преимущественно вегетативно, а в годы с теплым и солнечным летом его растения дают массу хазмогамных цветков. У *Oxalis obtriangulata* обнаружены два способа распространения семян в зависимости от условий погоды.

Своеобразный механизм ночного раскрытия цветков с частотой 1 цветок в 15 мин описан у *Aralia continentalis*; пыльники в его цветках раскрываются только в самое жаркое время дня. Безусловно, внимание специалистов по аллелопатии привлечет специфическая динамика популяций у *Liparis makinoana*. Этот вид произрастает маленькими группами особей, которые удерживаются на занимаемом месте не более 3—7 лет. Новые группы *Liparis makinoana* формируются только на других участках.

Летний покой побегов выявлен у *Oriorchis patens*. Появление новых побегов отмечается только в начале августа. Лист отрастает в течение примерно 30 дней и функционирует затем осень, зиму и весну.

Arisaema japonicum обычно рассматривали как раздельнополое растение. М. В. Ракова обнаружила у него своеобразное явление — возрастную смену пола.

В общебиологическом плане наибольший интерес все же представляет заключительная глава монографии. Здесь формулируются общие выводы автора об особенностях редких растений дальневосточного Приморья. Отмечена индивидуальность биологии и экологии 12 изученных редких видов, каждый из которых имеет свои типы возобновления и адаптации. Это следует из табл. 6, в которой показаны особенности репродуктивного процесса изученных видов. Автор считает репродукцию ключевым элементом жизнедеятельности растений и подразделяет изученные виды на три группы по количеству производимых зачатков размножения и по реальной численности особей в популяциях. Показано, что между репродуктивным выходом и численностью популяций не существует прямой связи. Так, например, *Liparis krameri* имеет высокую семенную продуктивность и критически низкую численность особей, а все виды фиалок, кроме *Viola rossii*, отличаются низкими репродуктивными показателями, хотя популяции этих растений одинаково стабильны, а численность растений в популяциях имеет тенденцию к возрастанию.

Центральный вывод автора о редких растениях: «сокращение численности популяций редких видов не вызывается внутренними биологическими особенностями растений или их неприспособленностью к среде обитания, а является результатом необратимой деградации первичных фитоценозов» (с. 153). Самым надежным способом охраны редких растений, по мнению М. В. Раковой, является не интродукция, не разведение в ботанических садах, не создание «красных книг», а сбережение естественных растительных сообществ, где эти виды являются коренными обитателями.

Конечно, в этой прекрасной монографии есть и недочеты, без которых не обходится почти ни одна большая работа.

С нашей точки зрения, не всегда разделение онтогенеза на возрастные этапы достаточно убедительно. В большинстве случаев для такого разделения М. В. Ракова вполне обоснованно опирается на качественные особенности структуры растений. Но в некоторых случаях она для отделения одного этапа от другого (это касается прежде всего внутренних подразделений генеративных особей) использует и морфометрические параметры. Это рискованный путь. Дело в том, что внутри популяций растений существуют две самостоятельные формы варьирования — по возрасту и размеру. Конечно, можно думать, что чем растение старше, тем крупнее. Фактически это чаще всего не так. Накоплен уже достаточно большой и вполне убедительный материал, свидетельствующий о том, что амплитуда изменений размерности основных органов и особей в целом в одном и том же возрастном состоянии весьма широка. Это делает критерии различия имматурных и виргинильных особей у *Spiranthes sinensis*, например, ненадежными. Действительно ли особи с шириной нижнего листа 0.5 см являются имматурными, а с шириной 0.6 см — виргинильными? В табл. 6 странным оказывается то, что имматурные растения имеют высоту 0.6—0.8, а виргинильные — 16—22 см. А особей высотой от 0.8 до 16 см в популяциях *Spiranthes sinensis* разве нет совсем?

У читателя возникнет недоумение и при анализе табл. 5, в которой приведены количественные морфологические параметры для растений *Cephalanthera longibracteata*. При достаточной вариабельности каждого морфометрического параметра возникает проблема их значимости и невозможно определить возрастное состояние особей.

Вызывает сожаление и то, что все количественные параметры приведены в «безошибочной» форме. Здесь сказывается отсутствие у целого поколения отечественных ботаников «количественного» мышления, когда требуется проверять достоверность любых количественных оценок соответствующими статистическими критериями. Не использовала М. В. Ракова статистические методы и при сравнении возрастных спектров растений, полученных в разные годы. Так, в популяции *Viola extremi-orientalis* с 1978 по 1988 г. (рис. 7), на первый взгляд, число генеративных растений возрастает от 12 до 22, но достоверен ли этот прирост для содержательной оценки динамики популяции? Этот вопрос остался открытым. Кстати, по этой табл. 5, как и по всем последующим, где показаны возрастные спектры популяций, трудно определить, какой именно показатель (доли или абсолютные числа) представлен на оси ординат. Для расшифровки этой загадки читателя отсылают к предыдущим иллюстрациям, но иллюстрации такого типа отсутствуют. Однако подобные погрешности надо скорее отнести за счет редакционной подготовки рукописи в издательстве «Дальнаука». В книге имеются и другие мелкие погрешности, что не снижает ее ценности.

Работа М. В. Раковой — пример комплексного долговременного исследования редких растений, она найдет свой круг читателей среди отечественных ботаников.

Ю. А. Злобин

Сумский сельскохозяйственный институт

Получено 17 VIII 1993

УДК 0.19.941 : 0.02.01 : 581.5

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 4

Journal of vegetation science. Vol. 2. 1991; Vol 3. 1992. Official organ of the International Association for Vegetation Science. (Журнал науки о растительности. Т. 2. 1991; Т. 37 1992)

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA, S. V. SOLOMETSH. (*A REVIEW*). JOURNAL OF VEGETATION SCIENCE. VOL. 2. 1991; VOL. 3. 1992.

К терминам «геоботаника» и «фитоценология» («фитосоциология»), которые появились в начале столетия и по сей день имеют хождение в литературе о растительности, ныне добавился новый — «наука о растительности». В особенности обиходным он стал после того, как в 1990 г. центральный орган Международной ассоциации науки о растительности (IAVS) стал издавать вместо журнала «Vegetatio» журнал «Journal of vegetation science». Объем «науки о растительности» довольно неопределенный, что было подчеркнуто его редактором E. van der Maarel в статье «Что такое наука о растительности» (2, 2).[1] Проанализировав содержание первого тома журнала, профиль которого находился в стадии становления, редактор привел две достаточно прагматические формулировки направленности редакционной политики: «Наука о растительности включает все то, что „Журнал науки о растительности“ пожелает публиковать» и «Журнал будет охватывать все аспекты науки о растительности, включая фитосоциологию, теорию растительности, классификацию и ординацию, пространственные закономерности и процессы, структуру и функцию, сукцессии, палеоэкологию, географию растений и экологию растений» (с. 145). В следующем номере выступил J. Wilson (2, 3), который, уподобив «Журнал науки о растительности» возможному «Журналу науки о снежном человеке» («Journal of Yeti Science»), поставил под сомнение существование фитоценоза как специального объекта изучения (именно фитоценоз, по мнению Wilson, подобен снежному человеку) и завершил обсуждение выводом, что «наука о растительности» существует только потому, что существует такой журнал и исследователи растительности любят свой объект.

E. van der Maarel опубликовал результаты анализа содержания 300 статей, изданных в журналах «Vegetatio» и «Journal of vegetation science» за 1980—1990 гг., и показал, что доля работ по популяционной биологии растений и анализу последствий влияния человека и по синморфологии последовательно увеличивалась, а интерес к математическим методам и синдинамике столь же устойчиво падал, тем более что в первом пятилетии анализируемого периода нередко публиковались методические статьи с самыми тривиальными результатами. Падала также роль работ по синтаксономии, так как в теоретическом плане вопрос был достаточно изучен. В ряде стран уровень развития синтаксономии был уже столь высок, что произошло «синтаксономическое насыщение», и, кроме того, существует ряд специальных синтаксономических изданий, в том числе и издаваемый IAVS журнал «Phytocoenologia».

Мы решили продолжить анализ статей, посвященных науке о растительности, включенных в содержание двух последующих томов нового издания — тома 2 за 1991 г. и тома 3 за 1992 г. Однако мы несколько изменили метод анализа: Maarel относил каждую статью к одной из категорий, мы же сочли возможным включать одну статью в несколько категорий, если в ней достаточно подробно освещаются разные аспекты. Наконец, мы включили в качестве специальной категории синэкологические исследования оценки связи растительности и среды средствами прямого градиентного анализа (или на качественном уровне) при наличии прямых учетов среды. Эти подходы противопоставлялись непрямым методам многомерной ординации и классификации, где условия среды либо не учитываются, либо учитываются параллельно с фитоценотическими оценками и, как итог, возникает сложная, подчас неразрешимая проблема интерпретации выделяемых осей вариации. В отдельные категории выделены работы о влиянии пожаров и выпаса, а также статьи, которые написаны по результатам экспериментов (удобрение, гербициды, удаление части растений в сообществе и т. д.). Итоги выполненного анализа приведены в табл. 1.

Понятно, что сравнение содержаний журналов всего за 2 года сопряжено с риском сделать неверный вывод из-за неизбежного элемента случайности при поступлении статей в редакцию. Тем не менее, если использовать вполне

---

[1] Здесь и далее: первая цифра — том, вторая — номер журнала.

ТАБЛИЦА 1

Тематический анализ содержания томов «Journal of vegetation science» за 1991 и 1992 гг.

Тема	Годы	
	1991	1992
Общие вопросы	9	11
Популяционный подход	8	6
Биология растений	14	8
Банки семян	3	5
Конкуренция	3	3
Аллелопатия	2	1
Благоприятствование	1	1
Разнообразие	4	6
Восстановление растительности в «окнах»	3	9
Прочие мозаики	4	7
Многомерные методы ординации	18	11
Оценка связи растительности и среды прямыми методами	5	11
Первичные сукцессии	6	5
Вторичные сукцессии	2	9
Влияние пожаров	5	9
Влияние выпаса	3	10
Имитационные модели	3	3
Влияние животных	—	5
Изучение продуктивности	4	4
Экспериментальные исследования	4	11

сопоставимые данные Maarel за 10 лет, станет совершенно очевидно, что в науке о растительности происходит заметное изменение интереса к разным проблемам. Отмеченная Maarel тенденция перехода от описания к объяснению усиливается (работы о банках семян, о регенерационных процессах в соответствии с «моделью окон» (gaps), о прочих мозаиках, формирующихся внутри сообщества под влиянием внешних и внутренних факторов, и т. д.). Повышается интерес к вторичным сукцессиям под влиянием антропогенных факторов и спадает — к классической концепции первичной сукцессии. Уменьшается число работ, в которых использованы методы многомерной ординации и классификации, и, напротив, увеличивается доля работ по градиентному анализу и прочим методам оценки связи растительности и среды с помощью прямых ее учетов (высота над уровнем моря, климат, характер почвы и т. д.). В одном из номеров журнала была опубликована статья H. van Groenewoud (3, 2), в которой он подверг резкой критике модные пакеты программ по многомерной ординации (TWINSPAN, DECORANA и др.), указав, что при видимой математической корректности этих подходов они за счет взаимодействия факторов не позволяют оценивать связь растительности и конкретных факторов среды. В табл. 1 не включены аспекты, которым в журнале посвящены единичные статьи (синтаксономия, процессы адвентивизации флоры, палеоботаника, микосоциология).

Новым в томе 3 по сравнению с томом 2 были два тематических выпуска журнала, посвященных проблемам «Биологические особенности, факторы среды и организация растительных сообществ» (3, 2) и «Динамика растительности и ее восстановление в сезонном тропическом климате» (3, 3). На эти тематические выпуски в ближайшее время будут опубликованы специальные рецензии на страницах «Журнала общей биологии».

Тематический анализ содержания «науки о растительности» мы дополнили анализом географии объектов изучения и исследователей (табл. 1, 2) и списком наиболее цитируемых авторов (табл. 3).

ТАБЛИЦА 2

География науки о растительности (в числителе — число авторов, в знаменателе — число статей о растительности страны)

Страна	Годы		Страна	Годы	
	1991	1992		1991	1992
США	$\frac{8}{10}$	$\frac{23}{10}$	ЧСФР	$\frac{3}{1}$	$\frac{2}{0}$
Швеция	$\frac{9}{2}$	$\frac{11}{3}$	ФРГ	$\frac{1}{2}$	$\frac{4}{2}$
Канада	$\frac{7}{5}$	$\frac{8}{3}$	Испания	$\frac{2}{1}$	$\frac{3}{1}$
Франция	$\frac{4}{3}$	$\frac{4}{4}$	Индия	$\frac{1}{1}$	$\frac{3}{3}$
Мексика	$\frac{4}{3}$	$\frac{3}{3}$	Аргентина	$\frac{1}{1}$	$\frac{2}{2}$
Австралия	$\frac{3}{4}$	$\frac{4}{2}$	Финляндия	—	$\frac{3}{4}$
Новая Зеландия	$\frac{4}{4}$	$\frac{3}{2}$	Италия	$\frac{2}{1}$	$\frac{1}{1}$
ЮАР	$\frac{4}{4}$	$\frac{3}{3}$	Китай	—	$\frac{3}{2}$
Нидерланды	$\frac{3}{3}$	$\frac{3}{3}$	Египет	$\frac{2}{1}$	—
Великобритания	$\frac{2}{1}$	$\frac{5}{2}$	Израиль	—	$\frac{2}{1}$

В общей сложности в журнале публикуются статьи из более чем 60 стран, 25 из которых мы привели в табл. 2. Нетрудно видеть, что такие страны, как Швеция, представлены малым числом публикаций о своей стране (знаменатель), но значительным числом авторов (числитель), так как ученые развитых стран активно участвуют в исследованиях растительности иноземных территорий (Кении, Танзании и др.).

Весьма показателен список наиболее цитируемых авторов (табл. 3). Для составления таблицы было определено число цитирований всех авторов в опубликованных статьях, причем, чтобы избежать влияния самоцитирования, в тех случаях, когда авторы цитировали себя более 5 раз, эти ссылки не учитывались. Чтобы сделать картину более яркой, число цитирований было разбито на классы: свыше 20 цитирований — V, 16—20 — IV, 11—15 — III, 6—10 — II, 5 и менее — I. В табл. 3 были включены авторы, которые процитированы за 2 года (с учетом коррекции на самоцитирование) не менее 19 раз.

Можно видеть, что наиболее цитированными авторами являются трое ученых, которые определяют идеологию современной науки о растительности: R. H. Whittaker — теоретик континуализма, G. P. Grime — автор наиболее популярной системы стратегий (повторившей в целом систему Л. Г. Раменского, что позволило нам называть эту систему системой Раменского—Грайма; Миркин и др., 1989) и M. O. Hill — создатель многих методов многомерной ординации, опирающихся на «метод обратного усреднения». Во II классе цитирования — демограф растений старшего поколения J. L. Harper, редактор журнала E. van der Maarel и автор пакета программ CANOCO C. ter Braak. В III классе — автор современной концепции конкуренции D. Tilman, классик экологии растений H. Ellenberg, автор популярной системы моделей аутогенной сукцессии J. H. Connel и другие.

Таким образом, в табл. 3 хорошо отражены, во-первых, преемственность (среди цитируемых авторов и представители уходящей классики, и совре-

ТАБЛИЦА 3

Наиболее цитируемые авторы статей журнала «Journal of vegetation science» в 1991 и 1992 гг.

№ п/п	Авторы	Класс частоты цитирования		Общее число цитирований за 2 года
		1991 г.	1992 г.	
1	Whittaker R. H.	V	V	49
2	Grime G. P.	V	V	48
3	Hill M. O.	V	V	52
4	Van der Maarel E.	IV	IV	39
5	Harper J. L.	IV	IV	38
6	Ter Braak C. J. F.	V	IV	38
7	Ellenberg H.	III	IV	29
8	Austin M. P.	III	IV	31
9	Connel J. H.	III	III	25
10	Tilman D.	II	IV	27
11	Veblen T. T.	IV	III	28
12	McNaughton S. J.	II	V	34
13	Grubb P. J.	III	III	23
14	Keeley J. E.	II	IV	24
15	Wilson J. B.	IV	I	22
16	Runkle J. R.	IV	I	21
17	Aarssen L. W.	I	III	20
18	Greig-Smith P.	III	II	19
19	Peet P. K.	III	II	19
20	Keddy P. A.	II	III	19
21	Walter H.	I	III	19

менная генерация ученых), во-вторых, популяционно-континуальный и компьютерно-статистический характер науки о растительности.

В заключение остается пожалеть о том, что в этом прекрасном журнале не печатаются статьи исследователей из России и стран СНГ[2] и он мало известен широким кругам ботаников этих стран. В 1990 г. он не реферировался «Реферативным журналом» и сегодня не приобретается ВИНИТИ. Один из авторов этой статьи (Б. М. Миркин) в благодарность за бесплатную подписку, которую третий год ему предоставляют IAVS и редакция журнала, по своей инициативе прореферировал журнал за 1991 и 1992 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.

Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, С. В. Соломещ

Башкирский университет
Башкирский педагогический институт
Институт биологии Уфимского научного центра РАН
Уфа

Получено 20 IV 1993

---

[2] После того как эта статья уже поступила в редакцию Ботанического журнала, мы узнали о том, что в № 1 «Journal of vegetation science» за 1993 г. напечатана статья грузинского ботаника Г. Киквидзе.

ХРОНИКА

УДК 061.3

© 1994

СЕВЕРНЫЙ СИМПОЗИУМ ПО НЕОТРОПИЧЕСКОЙ БОТАНИКЕ (Берген, Норвегия, 9—12 VIII 1993)

I. A. GRUDZINSKAYA. NORDIC SYMPOSIUM ON NEOTROPICAL BOTANY (BERGEN, NORWAY, 9—12 VIII 1993)

Симпозиум ботаников северных стран по изучению флоры и растительности тропической Америки (Nordic symposium on neotropical botany) стал традиционным, но в Норвегии он проводился впервые. Симпозиум был организован под эгидой Ботанического института Университета г. Бергена и Норвежского Мильде арборетума. Фактическим организатором симпозиума был профессор Бергенского университета и директор Мильде арборетума д-р Cornelis Berg. Основной спонсор симпозиума — NORFA.

Симпозиум состоялся на территории Мильде арборетума в живописной местности Сторе Мильде, примерно в 23 км южнее г. Бергена. В работе симпозиума, как и планировалось, приняли участие около 40 человек из 11 стран. Организация симпозиума была безупречной как в отношении планирования и проведения научных заседаний и экскурсий, так и в отношении размещения, питания и обеспеченности информацией его участников. Часы работы симпозиума были расписаны по минутам, и этот график работы неуклонно выполнялся. В результате были заслушаны запланированные доклады и дополнительно еще пять научных сообщений. В двух интересных экскурсиях участники симпозиума ознакомились с местными флорой и растительностью, а также с экзотами, культивируемыми в арборетуме.

По научной тематике заслушанные доклады можно систематизировать следующим образом:

1. Доклады, посвященные изучению отдельных неотропических таксонов: а) систематика грибов и цветковых растений; б) информационный анализ опубликованных выпусков неотропических региональных «флор»; в) биология отдельных видов растений, главным образом особенности опыления и взаимодействия в системе растение—насекомое-опылитель.
2. Доклады о растительности неотропиков; бóльшую их часть составили сообщения о результатах исследования растительности бассейна верхней Амазонки.
3. Доклады по этноботанике, т. е. по сбору сведений об использовании растений местным населением, а также результаты и анализы полученных данных.

С интересным и единственным докладом по систематике грибов выступил Geir Hestmark (University of Oslo, Norway) «The family *Umbilicariaceae* in the Neotropics». В докладе был представлен обзор современных данных о неотропических сумчатых грибах из этого семейства.

Два следующих доклада посвящены систематике некоторых групп травянистых растений.

Henrik Balslev (Univertsity of Aarhus, Denmark) сделал обстоятельный доклад о неотропических *Juncaceae.* В сущности это резюме монографического исследования данной группы, по мнению автора, представленной в неотропиках 6 родами и 60 видами. В докладе проанализированы систематический состав, морфологические особенности, распространение таксонов, отмечена их приуроченность в неотропиках к высокогорьям и выделены фитогеографические элементы. Автор рассмотрел также и некоторые вопросы филогении и высказал предположении о происхождении сем. *Juncaceae* непосредственно от *Commelinaceae.*

Simon Laegaard (University of Aarhus, Denmark) в оригинальном сообщении «*Calamagrostis* in Ecuador» отметил, что в большинстве злаковых парамо (высокогорные безлесные плато) Эквадора доминируют виды вейника, распространенные преимущественно выше 4000 м над ур. м., и лишь некоторые из 25 видов, известных для Эквадора, встречаются несколько ниже 2000 м над ур. м. Автор предложил гипотезу, согласно которой злаковые парамо на высотах вплоть до 4100—4300 м над ур. м. представляют собой вторичную растительность, обязанную своим появлением пожарам. Это стало предпосылкой для изучения таксономии, биологии и распространения видов *Calamagrostis.* В результате было установлено, что в злаковых парамо, регулярно подвергающихся воздействию пожаров, встречаются лишь немногие виды вейника и что это близкородственные виды. С позиций автора это можно рассматривать как результат современного, очень активного видообразования, происходящего под интенсивным давлением отбора вследствие регулярно повторяющихся пожаров. Примером вариабельности, сказывающейся на геноме потомства, может служить наиболее обычный вид вейника в злаковых парамо — *C. intermedia*: одни его особи имеют хорошо развитую пыльцу, другие не образуют функционирующей пыльцы, третьи являются апомиктными формами.

Остальные доклады по систематике посвящены древесным растениям.

Ревизии рода цекропия посвящено интересное сообщение **Cornelis Berg** (University of Bergen, Norway). Неотропический род *Cecropia* включает в себя примерно 70 видов двудомных растений, характерных представителей вторичных лесов низменностей и горных склонов. Особенностью многих видов цекропий является их взаимоотношение с муравьями, живущими в полых ветвях и стволах этих деревьев и получающими от растений пищу. Таксономическая ревизия этого своеобразного рода затруднительна вследствие значительной вариабельности морфологических признаков в онтогенезе растения, а также из-за скудности и плохого качества образцов, хранящихся в гербариях. Однако автору удалось вырастить в оранжерее ряд таксономически спорных форм, что и позволило решить некоторые проблемы систематики рассматриваемого рода. Он подразделил род цекропия на 2 основные группы: 1) преимущественно горные виды с примитивными признаками и отсутствием одного, двух или всех трех приспособлений для проживания муравьев; 2) растения, распространенные большей частью на низменностях и обычно населенные муравьями.

Bente Bang Klitgaard (Botanical Garden, Kew England) посвятила доклад обсуждению рода *Platymiscium* из семейства бобовых. Род монографически не изучен, сведений о его видах недостаточно, однако наличие только супротивных листьев у его представителей делает сомнительным положение этого рода в трибе *Dalbergieae.* В роде насчитывается примерно 20 видов, распространенных в дождевых лесах, саваннах и сухих тропических лесах на высотах до 1000 м над ур. м.; его ареал простирается от Мексики до Боливии. В докладе приведены также сведения о биологии, фенологических особенностях и о взаимоотношениях с муравьями, заселяющими у некоторых видов полые вздутые междоузлия.

Систематике эквадорских растений посвятили свои выступления сотрудницы гербария Католического университета в Кито (Universidad Catolica del Ecuador); их исследования были предприняты в связи с изданием «Флоры Эквадора».

Katya Romoleroux в докладе «*Rosaceae* in Ecuador» проинформировала о том, что в этой первой для Эквадора таксономической обработке семейства выявлено 13 родов и около 60 видов розоцветных, бóльшая часть которых распространена в высокогорьях на высотах 2500—4000 м над ур. м., и только некоторые виды *Prunus* и *Rubus* спускаются до 300 м. Были проанализированы и фитогеографические элементы флоры розоцветных Эквадора. **Alina Freire-Fierro** в докладе «The genus *Ribes* (*Saxifragaceae*) in Ecuador» сообщила, что в Эквадоре найдено 8 видов *Ribes* и все они принадлежат к подроду *Parrilla*, объединяющему функционально двудомные растения. Они распространены в горных лесах и парамо в Андах на высотах 2750—4267 м над ур. м.

Участники семинара с бóльшим интересом заслушали доклад аспиранта БИН РАН (Санкт-Петербург) **Сервандо Карвахаля** (**Servando Carvajal**, Guadalajara. Mexico) о результатах таксономического изучения фикусов Мексики. Он привел данные о диагностической ценности у фикусов анатомических признаков строения черешка и спермодермы, ознакомил присутствующих с описанными им новыми таксонами, вкратце охарактеризовал распространение и представил систему мексиканских видов рода *Ficus*.

И. А. Грудзинская (БИН РАН, Санкт-Петербург) доложила о таксономии неотропических представителей рода *Trema* (*Celtidaceae*). Этот небольшой таксономически сложный пантропический род представлен в неотропиках 5 видами. Определенные трудности вызывает у систематиков *Trema micrantha*, являющийся сложным комплексом гетерогенных форм.

Доклады по двум неотропическим флорам — «Флоре Гвиан» и «Флоре Эквадора» — представили редакторы этих изданий.

A. R. A. Gorts-van Rijn (Utrecht University, Netherlands) в сообщении о «Флоре Гвиан» («Flora of Guianas. An introductions and brief survey») ознакомила слушателей с территорией «Флоры», охватывающей Гайану, Суринам и Гвиану, с ее природными условиями и особенностями растительного покрова. В этом районе естественными тропическими лесами покрыто 86% территории, число видов растений примерно 8000—10 000, эндемичных видов в отдельных районах (Mt. Roraima) до 75%. «Флора Гвиан» публикуется с 1985 г., вышло в свет 11 выпусков, содержащих обработки 26 семейств сосудистых растений.

Gunnar Harling и **Lennart Andersson** (University of Göteborg, Sweden) в своем докладе «Flora of Ecuador» привели много цифровых данных, характеризующих особенности флоры Эквадора, ее состав и эндемичность. Многообразие условий естественной среды Эквадора, в том числе районов низменностей Амазонии, высокогорий Анд (где отдельные точки превышают 6000 м над ур. м.) и прибрежных районов Тихого океана, способствует разнообразию и самобытности флоры. 1-й выпуск «Флоры Эквадора» вышел в свет в 1973 г., в настоящее время опубликован 41 выпуск, включающий в себя 50 семейств сосудистых растений, 466 родов, 4260 видов, из них 443 новых для науки вида и 126 новых комбинаций.

Четыре следующих доклада посвящены в основном биологии отдельных растений, и особенно процессу опыления.

С интересным сообщением о трехлетних наблюдениях над опылением двудомных пальм из высокоспециализированного подсем. *Phytelephantoideae* выступил Finn Ervik (University of Aarhus, Denmark). Он установил, что цветки исследуемой им *Aphandra natalia* посещает множество насекомых, однако опыление осуществляется в основном только представителями одного вида долгоносиков из сем. Curculionidae, откладывающими яйца в женских соцветиях этих пальм. Он отметил также, что в период цветения температура в женских соцветиях примерно на 20 °С выше, чем в окружающей среде. В мужских же соцветиях, открытых днем, в первую ночь после цветения температура снижается. Долгоносики, попавшие в мужские соцветия в течение дня, вынуждены покинуть их ночью в поисках мест с более «комфортной» температурной для кладки яиц. Поскольку женские соцветия ночью открыты, долгоносики первыми из насекомых проникают в них и опыляют их цветки. У представителя другого рода — *Phytelephas aequatorialis*, распространенного в западном Эквадоре на высоте 1400 м над ур. м., характер и последовательность цветения сходны с таковыми у вида *Aphandra natalia*, произрастающего на низменностях юго-восточного Эквадора, однако основным опылителем цветков *Phytelephas aequatorialis* являются виды из сем. Nitidulidae. Характерно также, что пыльца у *P. aequatorialis* на второй день после цветения подсыхает и может переноситься ветром. Автор справедливо рассматривает это как вторичное приспособление к анемофилии.

Jette Teilmann Knudsen (University of Göteborg, Sweden) посвятила свой оригинальный обстоятельный доклад изучению химического состава цветочных запахов и их связи с опылением («Floral scent and pollination — some examples from the neotropics»). Во время полевых работ в Эквадоре, Пуэрто-Рико и Гвиане с помощью современной адсорбционной методики были изучены летучие ароматические выделения (цветочный запах) у многих цветковых растений, адаптированных к определенным опылителям. Химические компоненты ароматических выделений цветков, определяющих цветочный запах, были разделены при помощи газового хроматографа с масс-спектрометром. Химический состав этих выделений в пределах одного семейства оказался частично скоррелированным с различиями опылительной системы. Так, например, в сем. *Theophrastaceae* выделения цветков у видов, опыляемых мухами, содержали дурно пахнущую жирную кислоту, но ее не было у вида, цветки которого опыляют пчелы. В докладе приведены и другие примеры, подтверждающие найденную корреляцию. Полученные данные свидетельствуют в пользу гипотезы, согласно которой ароматические выделения цветков, определяющие их запах, могут быть охарактеризованы химически и существуют корреляции между их химическим составом и различными классами опылителей.

С сообщением о биоразнообразии папоротников из сем. *Gleicheniaceae* («*Gleicheniaceae* in the Andes — biodiversity in a group of a pioneer plants among tropical ferns» выступила Else Ostergaard Andersen (University of Aarnus, Denmark). Виды рассматриваемого семейства — преимущественно пионерные растения гор, они быстро разрастаются на местах с нарушенным растительным покровом, образуя колонии на участках после оползней, по берегам рек и обочинам дорог, на расчищенных от растительности землях. Докладчик считает, что описание биоразнообразия этих папоротников независимо от других биотических факторов даст возможность показать и разнообразие некоторых абиотических условий (климата, почв, градиента высот), необходимых для развития определенных видов папоротников этого семейства.

Aino Askgaard (University of Aarhus, Denmark) в докладе о пальмах из рода *Chamaedorea* указал, что этот род, включающий в себя около 100 видов двудомных растений, отличается большим разнообразием морфологии цветков. Наблюдения, проведенные автором, дали ему основание связать многообразие цветков с особенностями опыления и опылителями.

В группе докладов, относящихся к изучению растительности неотропиков, бóльшая часть сообщений посвящена растительности верхней части бассейна р. Амазонки, а именно эквадорской, перуанской и колумбийской Амазонии. Полидоминантные леса этих районов сравнительно слабо изучены, в связи с этим основная цель исследований — выявление видового разнообразия древесных пород, описание структуры древостоя и поиск индикаторов, на основании которых можно было бы более детально классифицировать эти сообщества.

Обзор этих докладов начнем с оригинального сообщения **Risto Kalliola** (University of Turku, Finland) о проблеме происхождения олигодоминантной злаковой растительности неотропиков («Grassdominanted tropical vegetation in Peruvian Amazonia»). Автор рассматривает наличие в тропической зоне (с ее характерными полидоминантными лесами) маловидовых сообществ (с доминированием от одного до нескольких видов) как теоретически интересную проблему, как бы противоречащую общей идее зонального распределения растительного покрова. В перуанской Амазонии автор исследовал 4 типа маловидовых сообществ с доминированием злаков: 1) «заливные луга» (flooded grasslands), представленные видами родов *Echinochloa, Paspalum, Panicum* и *Oryza*; 2) растительность с доминированием *Gynerium sagittatum*; 3) саванны; 4) бамбуковые леса с доминантами из видов рода *Guadua*. Первые 2 типа более или менее эфемерны, так как встречаются только на затопляемых местах; саванны (3-й тип) приурочены к бедным дренированным депрессиям по южной климатической границе дождевых лесов; 4-й тип неясен. Лишь немногие сообщества с преобладанием бамбуков являются сукцессионными стадиями при восстановлении нарушенной растительности. Сейчас же эта растительность занимает десятки тысяч квадратных километров незаливаемых и заливаемых земель Перу и Бразилии. Это не результат известных современных нарушений растительности и не влияние каких-то особенностей окружающей среды, которыми можно было бы объяснить наличие этих внутренне динамичных единиц растительности, характеризующихся синхронным отмиранием бамбука. В качестве альтернативных объяснений могут быть взяты биотическая конкуренция, крупные нарушения растительности в прошлом (огонь?) или предположение, что это — остатки других, некогда более широко распространенных типов растительности. Все эти вопросы автор относит к «горячим точкам» современной тропической биологии.

С совместным докладом «High tree alfa-diversity in Amazonian Ecuador» выступил **Renato Valencia Reyes** (авторы **Renato Valencia Reyes**, Universidad Catolica del Ecuador; **Henrik Balslev**, University of Aarhus, Denmark; **G. Paz y Mino**, Universidad Catolica del Ecuador, Kuito, Ecuador). В лесах, расположенных на незаливаемых во время паводков землях «terra firme», на площади в 1 га был учтен весь видовой состав деревьев, разделенный на 2 класса по размеру диаметра стволов на высоте груди: 1) 5—10 см; 2) 10 см и более. Альфа-разнообразие деревьев (т. е. разнообразие на учитываемой площади) превзошло даже разнообразие деревьев в дождевых тропических лесах. В 1-м классе (5—10 см в диам.) деревья принадлежали к 473 видам, 187 родам и 54 семействам. Во 2-м классе (более 10 см в диам.) отмечено 307 видов, 138 родов и 46 семейств. В обоих классах наибольшее число видов приходилось на семейства *Fabaceae* s. l., *Lauraceae* и *Sapotaceae*. Были отмечены и определенные закономерности в распределении видов по высоте.

Деревья 166 видов, относящиеся только к классу с диаметрами 5—10 см, составляют главным образом ярус подлеска. Крупные деревья (307 видов) с диаметром более 10 см образуют основной полог леса. Авторы полагают, что высокое разнообразие деревьев коррелирует с градиентом влажности на пробной площади.

Сообщения **K. Rukkolainen** и **H. Tuomisto** были посвящены выявлению видового разнообразия и поиску флористических индикаторов лесов и их местообитаний. С этой целью на 29 пробных площадках размером 20 × 20 м в лесах перуанской Амазонии учитывались все деревья диаметром более 2.5 см.

Kalle Rukkolainen (University of Turku, Finland) в докладе «Patterns of tree species diversity in Peruvian unflooded rain forest» показал, что суммарное число деревьев на всех изученных им площадках равно 3153 и принадлежат они к 977 видам. Видовое разнообразие деревьев на площадках с белыми песчаными почвами в среднем было ниже (132 вида), чем на суглинистых (до 254 видов на наиболее дренированных площадках). Автор полагает, что представители сем. *Melastomataceae* (с небольшим диаметром) могут служить индикаторами определенных флористических сочетаний, обусловленных различиями местообитаний.

С докладом «Ferns as indicators of different forest types in Peruvian Amazonia» выступила **Hanna Tuomisto** (University of Turku, Finland), убедительно показавшая, что папоротники в этих сообществах обладают рядом особенностей, способствующих использованию их в качестве индикаторов растительности. Сравнительно небольшой видовой состав папоротников в неотропических лесах позволяет легко определять их в полевых условиях. Среди них много видов с очень различными экологическими потребностями, их распределение в значительной степени определяется дренированностью и плодородием почв. Видовой состав папоротников может полностью измениться даже на коротком расстоянии, если меняются почвенные условия. На большом материале было подтверждено, что эти изменения видового состава параллельны изменениям в размещении деревьев. Корреляции между видовым составом деревьев и папоротников оказались положительными и высоко значимыми. Все это привело к выводу, что папоротники могут быть использованы как индикаторы флористических и эдафических различий местообитаний.

Karin M. Gerhardt (Uppsala University, Sweden) посвятила свое сообщение изучению выживаемости и роста сеянцев древесных пород *Hymenaea courbaril, Swietenia macrophylla, Manilkara chicle* и *Cedrela odorata* на опытных площадях в сухом тропическом лесу Коста-Рики. Цель исследования — выяснение фактора, ограничивающего развитие всходов экономически ценных древесных пород во вторичных сухих тропических лесах на северо-западе Коста-Рики: препятствует ли выживанию всходов конкуренция с надземной или с подземной частью древесных растений. Сеянцы были высажены на освещенном и затемненном участках без изоляции корней деревьев или с их изоляцией при помощи траншей. При наблюдениях в течение двух с половиной лет была выявлена причина отмирания сеянцев — недостаток влаги в сухое время года. Под пологом вечнозеленых деревьев сохранность сеянцев была выше, чем на участках с листопадными деревьями. Подрезка корней у взрослых деревьев положительно сказалась на выживании всходов; выживание было эффективнее на более мощных почвах. Виды *Hymenaea courbaril* и *Swietenia macrophylla* положительно реагировали на большую освещенность; сохранность всходов 2 других видов была большей на затененных участках с траншеями.

О разнообразии и фитогеографии древесных растений эквадорских Анд доложила **Carmen Ulloa Ulloa** (Missouri Botanical Garden, USA). По уточненным ею данным, видовое разнообразие деревьев и кустарников в высокогорных андийских лесах Эквадора оценивается в 1566 видов, принадлежащих к 292 родам и 93 семействам. Большая часть семейств представлена одним родом, а родов — преимущественно одним или несколькими видами. Сем. *Asteraceae* оказалось самым многочисленным по числу родов и видов, с большим отрывом от него в убывающем порядке следуют *Ericaceae, Solanaceae, Rubiaceae, Melastomataceae*. Самый крупный род — *Miconia* (*Melastomataceae*), включающий в себя около 100 видов. Впервые проведенный фитогеографический анализ показал, что 82% родов имеют тропическое распространение, причем преобладает неотропический элемент (62% родов, из которых 18% — андийские).

Sandrine Lamotte (Laboratoire de Botanique Monpellier, France) выступила с докладом «О разнообразии и динамике растительности с точки зрения эколога» («Ecological consideration about Amazonian vegetations diversity and dynamics»). На основании ботанических и геоморфологических исследований аллювиальной равнины в верхней (перуанской) Амазонии было установлено, что развитие, структура, состав и динамика естественных лесов и травянистой растительности подчинены основным механизмам динамики речных долин. Вариабельности гидрогеоморфологических условий соответствует множество растительных сообществ. Динамика же лесов на возвышенностях (uplands) находится под влиянием биотических факторов, контролирующих возобновление леса в соответствии со шкалой Chablis. Флора низменностей и возвышенностей различна и различна их эволюция. Рассматривая периоды эволюции растительности, необходимо учитывать также и различие скоростей эволюции других компонентов внешней среды, и особенно то, что ритм эволюции растительности и абиотических компонентов различен. Концепция климакса может рассматриваться в свете сравнения ограничений в развитии экваториальной растительности (затопление) и растительности высоких широт (засуха, холод, световой период) и должна обсуждаться с учетом временнóй шкалы.

Carmen Josse (Universidad Catolica del Ecuador, Kuito, Ecuador) сообщила о составе и структуре сухих полулистопадных лесов Западного Эквадора. В лесах по береговой линии Западного Эквадора на высоте 320—365 м над ур. м. на исследованной автором площади в 1 га было насчитано 538 деревьев с диаметром на высоте груди более 5 см. Они принадлежат к 37 видам и 22 семействам. Сравнительно небольшое число деревьев на единицу площади по сравнению с другими лесами такого типа автор объясняет сильной нарушенностью древостоя, произошедшей 12 лет назад.

Axel D. Poulsen (University of Aarhus, Denmark) в докладе «Comparisons of the herbaceous ground vegetation in the Amazon and Borneo» сравнивал особенности наземной травянистой растительности (на площади в 1 га) в дождевых тропических лесах в эквадорской Амазонии («terra firme») и в диптерокарповых лесах Брунея (о-в Калимантан). В сравниваемых лесах наибольшее видовое разнообразие обнаружено у папоротников и ароидных. В Амазонии по богатству видов, покрытию и обилию превалировали злаки, на Калимантане — представители сем. *Zingiberaceae*. Наземные лазающие растения и эпифиты были более обычны для лесов Амазонии.

Gloria Galeano (University of Bogota, Columbia) посвятила свое выступление биоразнообразию в тропических лесах колумбийской Амазонии.

Доклады по этноботанике, сопровождающиеся показом слайдов, демонстрирующих чрезвычайно многообразное использование растений местным населением, были представлены интересной информацией **Roderigo Bernal** (University of Bogota, Columbia) «Этноботанические исследования в колумбийской Амазонии» и сообщениями **Karin Krogstrup, Susanne Krogstrup, Reno Linberg** и **Henrik Balslev** (University of Aarhus, Denmark) под общим названием «Extractivism in Amazonian Ecuador». В их докладах показано большое социальное значение этноботанических исследований. Быстрое уничтожение дождевых тропических лесов имеет крайне отрицательные последствия. Авторы поддерживают точку зрения других ученых, что поиски новых полезных растений в этом регионе и их рациональное использование могут дать больший экономический эффект, чем сведение этих лесов ради получения древесины. Это движение за сохранение леса и эксплуатацию его ценных свойств (но не древесины) — Extraction of Non-Timber Forest Products (NTFP's) или «экстрактивизм» — уже дало положительные результаты в 1980 г., когда в Бразилии сборщики каучука, боровшиеся за сохранение своих лесов, отстояли их, и эти леса получили название «extractive reserves». Выявление полезных и потенциально полезных растений проводилось в 1992 г. в эквадорской Амазонии и в районе Анд путем опроса местных жителей, правительственных и других организаций, посещения жилищ и рынков. По предварительным данным, примерно одна треть видов растений в исследуемых районах может быть отнесена к категории полезных. Их распределение по семействам очень неравномерное: из 51 вида пальм в экваториальной Амазонии используются 35, но из 40 видов бромелиевых используется лишь 1, из 376 видов орхидных — только 5.

После докладов по неотропической ботанике выступил гость симпозиума **Гия Нахуцришвили** (Институт ботаники АН Грузии, Тбилиси). Его яркое, эмоциональное сообщение вызвало большой интерес у слушателей.

В программе симпозиума были запланированы две экскурсии.

В первый день симпозиума после заседаний состоялась экскурсия по Мильде арборетуму, ее провел директор арборетума проф. **C. C. Berg.** Норвежский арборетум находится почти на 62-й параллели, однако его климат смягчен Гольфстримом и условия среды благоприятны для развития многих теплоумеренных видов растений. Мильде арборетум сравнительно молод, он основан в 1971 г. в низкогорной местности, окруженной с трех сторон фьордами и покрытой сосновыми лесами с примесью ели и лиственных пород. Почвы здесь маломощные, и подстилающие их граниты нередко выходят на поверхность. Пересеченный рельеф создает участки с различным микроклиматом, что дает возможность выращивать экзоты с разными требованиями к условиям среды. В результате в этом северном арборетуме можно увидеть виды *Magnolia, Hamamelis, Ilex, Cercidiphyllum, Nothofagus, Stewartia*, представителей семейства аралиевых и даже протейных. Богато представлен класс хвойных: *Metasequoia glyptostroboides*, имеются несколько видов араукарий, некоторые виды семейства подокарповых, а также родов *Cryptomeria, Cupressus, Thuja, Thujopsis, Tsuga, Abies, Pseudotsuga* и др. Многие деревья обильно плодоносят.

Особая гордость арборетума — огромная (в несколько тысяч экземпляров) коллекция рододендронов. Берген называют городом рододендронов, и многое, что накоплено за годы их разведения, есть и в арборетуме. Эта коллекция регулярно пополняется представителями естественной флоры и культиварами.

Небольшой розарий на участке почти у берега фьорда и в августе радовал глаз разнообразием цветовой гаммы и формы цветков.

Экскурсия завершилась показом уникальной коллекции представителей тропических лесов преимущественно из родов *Ficus* и *Cecropia*, выращиваемых в оранжерее арборетума. Коллекцию создал C. Berg — крупнейший специалист по сем. *Moraceae* и автор сем. *Cecropiaceae*. Набор уникальных экспонатов делает эту коллекцию очень ценной, но помимо этого она служит еще и базой для экспериментов по достижению раннего плодоношения у высаженных растений. Успешные результаты этих опытов были показаны экскурсантам.

Завершила симпозиум 9-часовая автобусная экскурсия (ее гид — Steinar Handeland), оставившая у участников неизгладимое впечатление о флоре, растительности и удивительных ландшафтах западной Норвегии.

Целесообразность проведения симпозиумов со сравнительно небольшим числом участников, каждый из которых непосредственно работает по теме совещания, несомненна. Важны они и для обсуждения проблем неотропической ботаники. Современное активное изучение флоры и растительности неотропиков ненамного увеличило число решенных задач: до сих пор нет достаточно эффективных методик полевых исследований полидоминантных растительных сообществ, нет детальных их классификаций, много трудностей у систематиков и флористов как при сборе коллекционного материала, так и при решении таксономических проблем. Сейчас особенно важны обмен мнениями и опытом, обсуждение полученных результатов. Прошедший симпозиум очень хорошо подтвердил это. Дискуссии, несомненно, продолжатся и на следующем «Северном симпозиуме по неотропической ботанике», который состоится через два года в Стокгольме, как это официально сообщил на закрытии симпозиума **Roger Lundin** — старший куратор Regnellian Herbarium (Шведский музей естественной истории, Стокгольм).

И. А. Грудзинская

Ботанический
институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 XI 1993

УДК 061.3 : 582.26(47 + 57)

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 4

V ШКОЛА ДИАТОМОЛОГОВ
(Иркутск, 16—20 марта 1993 г.)

E. V. LIKHOSHVAY, I. V. MAKAROVA, N. I. STRELNIKOVA. THE V WORKSHOP FOR DIATOMOLOGISTS (IRKUTSK, MARCH 16—20, 1993)

С 16 по 20 марта 1993 г. в Иркутске на базе Лимнологического института СО РАН состоялась V Школа диатомологов, посвященная проблеме «Диатомовые водоросли — индикаторы изменений окружающей среды и климата». Организаторами V Школы были Лимнологический институт СО РАН и Российское ботаническое общество (РБО). В состав оргкомитета вошли: чл.-корр. РАН М. Н. Грачев — председатель (Лимнологический институт), И. В. Макарова — научный руководитель Школы (Ботанический институт РАН, С.-Петербург), Н. И. Стрельникова (С.-Петербургский университет), сотрудники Лимнологического института Е. В. Лихошвай (зам. председателя), Т. И. Земская, Г. В. Помазкина, А. Е. Кузьмина, С. С. Воробьева, Г. И. Нагорная, Л. М. Перетолчина.

В работе Школы приняли участие 28 человек из 5 городов России (С.-Петербург, Иркутск, Якутск, Петропавловск-Камчатский, Владивосток), из Беларуси (Минск). Впервые в работе Школы участвовали коллеги из Англии, Ирландии и Бельгии. Особо следует отметить публикацию тезисов на русском и английском языках (19.5 п. л.). Вся организация была очень четкой, взаимопонимание с иностранными коллегами обеспечивалось синхронным переводом. В период работы были организованы две экскурсии — в пос. Бугульдейка на глубоководное бурение, проводимое со льда на оз.

Байкал, и в пос. Листвянка с посещением музея и просмотром видеофильмов о жизни в глубоководных слоях и толще воды оз. Байкал.

В программу Школы были включены доклады по темам: «Диатомовые водоросли Байкала», «Стратиграфия и палеоэкология», «Состояние водных экосистем и состав диатомовых водорослей». Было заслушано 27 докладов. Преобладали сообщения по флоре и экологии пресноводных диатомовых водорослей в связи с состоянием и динамикой водных экосистем и по диатомовым водорослям Байкала (доклады Г. И. Поповской, Н. А. Бондаренко, Г. В. Помазкиной, Н. Е. Вотяковой, Иркутск). Ряд докладов был посвящен альгофлоре водохранилищ Ангары и Енисея (**С. С. Воробьева, А. Е. Кузьмина, Г. И. Кобанова**, Иркутск), водоемов Якутии (**И. И. Васильева, А. П. Иванова, В. А. Габышев**, Якутск), Карельского перешейка (**А. Л. Петрова, Е. В. Станиславская**, С.-Петербург) и больших африканских озер (**D. Tolling**, Англия).

Были заслушаны доклады по диатомовым водорослям в донных осадках озера и отложениях неоген-четвертичного возраста (**Г. К. Хурсевич**, Минск; **В. В. Мухина**, Москва; **И. Б. Цой**, Владивосток; **Г. П. Черняева, Л. А. Пестрякова, Н. В. Игнатова**, Иркутск). Вопросы происхождения пресноводных диатомей и их эволюция освещены в докладах **Н. И. Стрельниковой, Т. В. Ластивка** (С.-Петербург), **Г. К. Хурсевич** (Минск).

Культивированию диатомей и изучению их жизненных циклов были посвящены доклады **Е. Н. Гусельниковой** (Иркутск) и **D. Jewson** (Ирландия). **D. Jewson** показал цветной видеофильм о размножении центрических диатомей.

Доклады **Б. П. Власова** (Минск), **P. Frankus** (Бельгия), **D. Montate** и **R. Flower** (Англия) касались методики изучения тонкослоистых озерных отложений и сохранности диатомей при образовании танатоценозов в различных водоемах, в том числе и в оз. Байкал.

Среди перечисленных тем докладов надо отметить новые направления в исследовании диатомей: первое сообщение по геносистематике диатомовых водорослей (**Т. А. Щербакова**, Иркутск) и сообщение о применении кластерного анализа для выявления филогенетических связей видов на основе использования большого количества морфологических признаков (**Е. В. Лихошвай**, Иркутск).

На заключительном заседании состоялось обсуждение достижений и перспектив развития исследований диатомовых водорослей и значения проведения общих совещаний и семинаров диатомологов. Выступавшие подчеркнули необходимость развивать новые направления, такие как генетика диатомовых водорослей, а также усилить изучение биологии развития, размножения и жизненных циклов водорослей.

В резолюцию V Школы диатомологов включены следующие положения.

1. Расширить работы в области геносистематики и молекулярной биологии диатомей.

2. Развивать исследования по выяснению химического состава и морфогенеза створок диатомовых водорослей.

3. Расширить экспериментальные исследования диатомовых водорослей в культурах для выяснения жизненных циклов, влияния разных факторов на морфогенез и структуру створок.

4. Приступить к составлению базы данных, обратив особое внимание на экологию и географию диатомовых водорослей.

5. Предложить диатомологам работать по составлению карт ареалов пресноводных и морских современных и ископаемых диатомовых водорослей, с тем чтобы к VI Школе можно было бы подготовить атлас карт ареалов.

6. Считать целесообразным проведение VI Школы диатомологов в 1995 г. в Минске (Беларусь) на базе Минского государственного университета и посвятить ее географии диатомовых водорослей.

Е. В. Лихошвай, И. В. Макарова, Н. И. Стрельникова

Лимнологический институт СО РАН
Иркутск
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Санкт-Петербургский государственный
университет

Получено 6 IX 1993

CONTENTS

Page

Yurtsev B. A., Katenin A. E., Rezvanova G. S. Comparative analysis of three local floras on the northeastern Chukotka Peninsula 1

Elina G. A., Kuznetsov O. L., Devyatova E. I., Lebedeva R. M., Maksimov A. I., Stoikina N. V. The present-day and Holocene vegetation of the Paanajärvi National Park (Northwestern Karelia) 13

COMMUNICATIONS 32

Kozyrenko T. F., Makarova I. V. New data on the morphology of the fossil species of the genus *Hyalodiscus* (*Bacillariophyta*) 32

Shatilova I. I., Meyer-Melikian N. R., Mchedlishvili N. Sh. The spores of *Pteris* (*Pteridaceae*) in Neogene deposits of Western Georgia 34

Shaffert E. E., Chebotaru A. A. Structure, topography and ontogeny of *Stevia rebaudiana* (*Asteraceae*) trichomes 38

Kovtonyuk N. K. The structure of seed surface and the systematics of the Siberian *Gypsophila* species (*Caryophyllaceae*) 48

Shevchenko S. V. On the embryology of *Pistacia mutica* (*Anacardiaceae*) 52

Golubkova N. S. *Gypsoplaca macrophylla* (*Gypsoplacaceae, Lichenes*) in Middle Asian and Mongolian floras 63

Mordvinov A. N. The bryoflora of Zhigulyovsky Reserve 65

Katomina A. P. The rhythm of initiation and growth of annual shoots of *Pyrolaceae* in the taiga zone 71

Grabovik S. I. The effect of climatic conditions on the linear increment of *Sphagnum* mosses in southern Karelia 81

Vasiliev S. V. Pine open woodlands in the North of West Siberia 87

Osipov S. V. The vegetation cover of the axial part of the Yam-Alin mountain range (Far East, the Amur-Uda interfluve). Types of phytocoenoses 99

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 111

Novoselova M. S. Critical notes on the species of the genus *Eriophorum* (*Cyperaceae*) allied to *Eriophorum scheuchzeri* 111

Gabrielian E. Ts. New taxa of the subgenus *Psephellus* of the genus *Centaurea* (*Asteraceae*) from Armenia and Iran 120

FLORISTIC FINDINGS 130

Stasiak J. On the findings of some annual species of the genus *Linaria* (*Scrophulariaceae*) 130

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 135

Saksonov S. V. *T. I. Plaksina.* Vascular plants of Zhigulyovsky Reserve. 1992 135

Zlobin Yu. A. *M. V. Rakova.* Biology of rare plant species in «Kedrovaya Pad» Reserve. 1992 140

Mirkin B. M., Naumova L. G., Solometsh S. V. (*A review*). Journal of vegetation science. 1991; 1992 142

CHRONICLE 147

Grudzinskaya I. A. Nordic symposium on neotropical botany (Bergen, Norway, 9—12 VIII 1993) 147

Likhoshvay E. V., Makarova I. V., Strelnikova N. I. The V Workshop for diatomologists (Irkutsk, March 16—20, 1993) 155

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Резванова Г. С. Сравнительный анализ трех локальных флор на северо-востоке Чукотского полуострова 1

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Девятова Э. И., Лебедева Р. М., Максимов А. И., Стойкина Н. В. Современная и голоценовая растительность национального парка Паанаярви (северо-западная Карелия) 13

СООБЩЕНИЯ 32

Козыренко Т. Ф., Макарова И. В. Новые данные о морфологии вымерших видов рода *Hyalodiscus* (*Bacillariophyta*) 32

Шатилова И. И., Мейер-Меликян Н. Р., Мчедлишвили Н. Ш. Споры *Pteris* (*Pteridaceae*) в неогеновых отложениях Западной Грузии 34

Шафферт Е. Э., Чеботарь А. А. Строение, топография и онтогенез трихомов *Stevia rebaudiana* (*Asteraceae*) 38

Ковтонюк Н. К. Структура поверхности семян сибирских *Gypsophila* (*Caryophyllaceae*) в связи с систематикой 48

Шевченко С. В. К эмбриологии *Pistacia mutica* (*Anacardiaceae*) 52

Голубкова Н. С. *Gypsoplaca macrophylla* (*Gypsoplacaceae, Lichenes*) во флоре Средней Азии и Монголии 63

Мордвинов А. Н. Бриофлора Жигулевского заповедника 65

Катомина А. П. Ритм заложения и рост годичных побегов грушанковых (*Pyrolaceae*) в таежной зоне 71

Грабовик С. И. Влияние климатических условий на линейный прирост сфагновых мхов в южной Карелии 81

Васильев С. В. Сосновые редколесья севера Западной Сибири 87

Осипов С. В. Растительный покров осевой части хребта Ям-Алинь (Дальний Восток, Амуро-Удское междуречье). Типы фитоценозов 99

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 111

Новоселова М. С. Критические заметки о видах рода *Eriophorum* (*Cyperaceae*) родства *Eriophorum scheuchzeri* 111

Габриэлян Э. Ц. Новые таксоны подрода *Psephellus* рода *Centaurea* (*Asteraceae*) из Армении и Ирана 120

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 130

Стасяк Я. О находках некоторых однолетних видов рода *Linaria* (*Scrophulariaceae*) . . 130

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 135

Саксонов С. В. *Т. И. Плаксина.* Сосудистые растения Жигулевского заповедника. 1992 135

Злобин Ю. А. *М. В. Ракова.* Биология редких видов растений заповедника «Кедровая падь». 1992 140

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ С. В. Журнал науки о растительности. 1991; 1992 142

ХРОНИКА 147

Грудзинская И. А. Северный симпозиум по неотропической ботанике (Берген, Норвегия, 9—12 VIII 1993) 147

Лихошвай Е. В., Макарова И. В., Стрельникова Н. И. V Школа диатомологов (Иркутск, 16—20 марта 1993 г.) 155

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ «ГЫЛЫМ» АН РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН ВЫШЛА МОНОГРАФИЯ Д-РА С.-Х. НАУК К. И. ИСАКОВА «ПАСТБИЩА И СЕНОКОСЫ СТЕПНОЙ ЗОНЫ.

(Биологические основы комплексного освоения, мелиорации и интегрированного управления)».

Гылым, 1993. Объем 36.4 уч.-изд. л.

В книге приводятся:

— модифицированные и разработанные автором методики исследований; рассматривается спектр терминов;

— биологические основы нормального функционирования и формирования максимальной продуктивности растительности при пастбищном и сенокосном использовании;

— комплексные методы освоения и мелиорации пастбищ и сенокосов;

— пути создания материально-энергетических ресурсов питания растений; в рамках этой проблемы сформулированы основные закономерности темпов поглощения питательных элементов кормовыми лугопастбищными растениями; закономерности аккумуляции основных компонентов (протеин, нитратный азот и др.), характеризующих качество и энергетическую питательность корма;

— методы интегрированного управления пастбищными ресурсами, степными и луговыми сенокосами;

— методы создания высокопродуктивных ценоэкосистем пастбищных и сенокосных типов направленным изменением абиотической части биоценотической среды, по продуктивности в 4—6 раз превосходящих адекватный контроль, а по кормовым качествам продукции приближающихся к высокобелковым консервированным кормам из люцерны; метод проводится по энергосберегающей технологии (например, такие традиционные операции, как пахота и посев семян трав, отпадают);

— разработка модели овцеводческих фермерских и крестьянских хозяйств с собственной автономной кормовой базой.

Книга рассчитана на научных работников и аспирантов, специалистов агропромышленного комплекса, проектные организации и планирующие органы.

Заказы направлять по адресу:

480091, г. Алматы, ул. Фурманова, 91/97,
«Академкнига»
или
480100, г. Алматы, ул. Пушкина, 111/113,
Изд-во «Гылым».

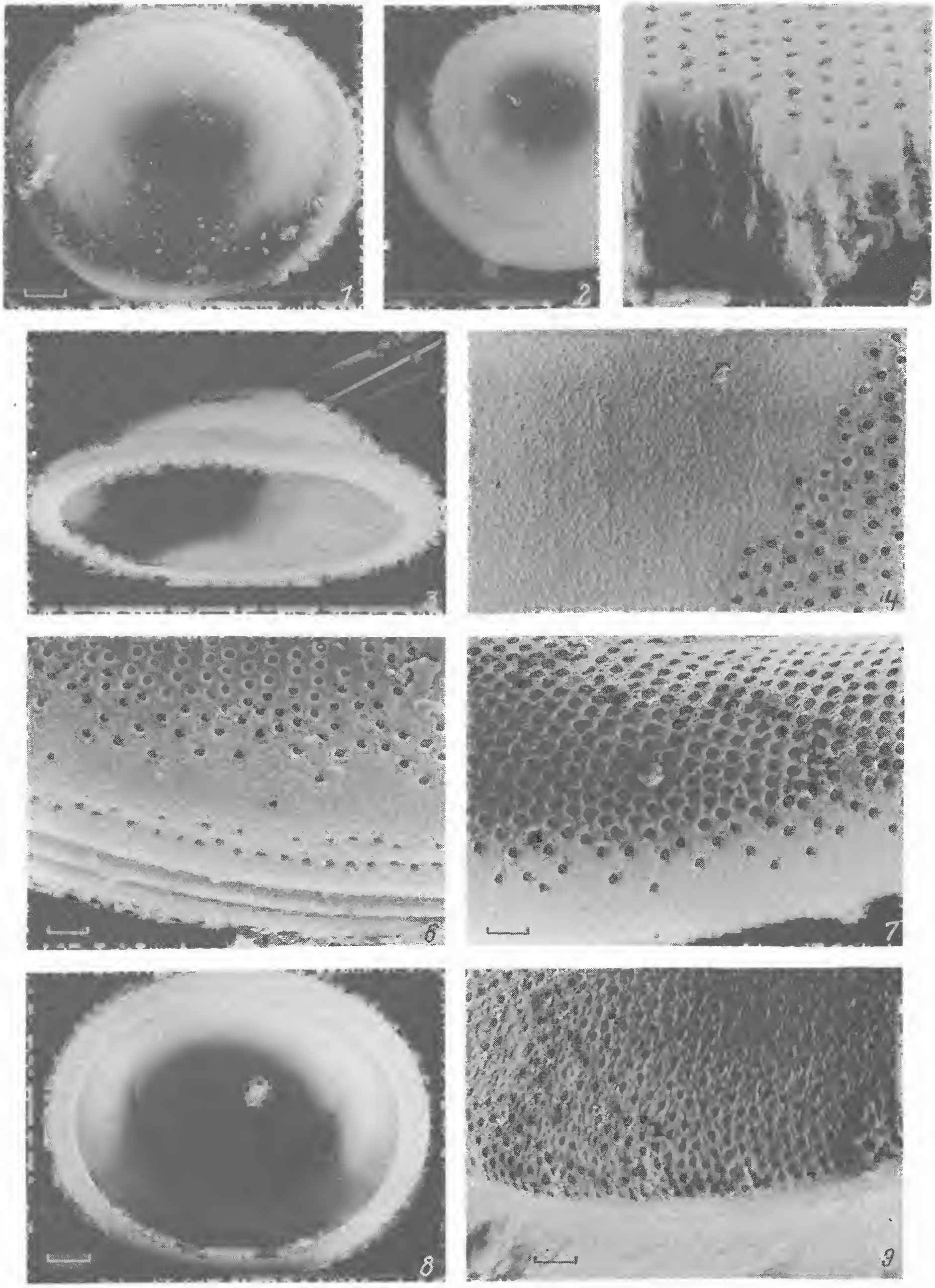


Таблица I. *Hyalodiscus kryshtofovichii* (СЭМ).

1—7 — наружная поверхность: *1, 2* — структура наружной поверхности створки, *3* — рельеф створки, *4* — фрагмент центральной части створки с мелкими многочисленными лакунами на пупке, *5* — слом периферической части створки с цилиндрическими локулярными ареолами, *6* — край загиба створки, *7* — сектор наружной поверхности края створки; *8, 9* — внутренняя поверхность: *8* — створка, *9* — двугубые выросты краевого кольца. Поволжье, палеоген. Масштабная линейка: *1—3, 8* — 10; *4—7, 9* — 1 мкм.

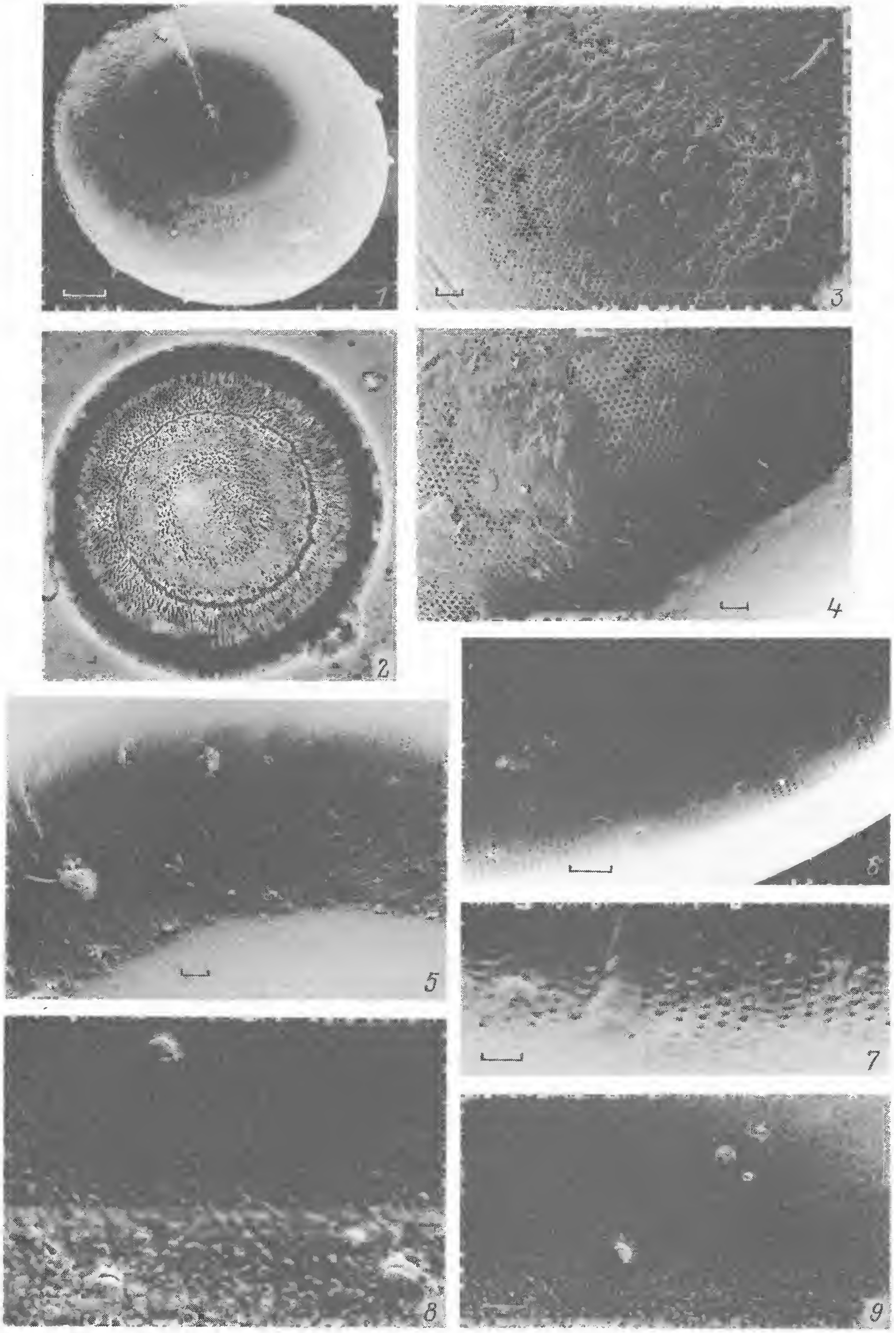


Таблица II. *Hyalodiscus plicatus* (*1, 3—9* — СЭМ, *2* — СМ).

1 — панцирь, *2* — створка; *3, 4* — наружная поверхность створки: *3* — часть панциря с мелкими лакунами на пупке и сетью гиалиновых утолщений на лицевой части створки, *4* — загиб створки; *5—9* — внутренняя поверхность створки: *5* — часть створки с двугубыми выростами краевого и центрального кольца, *6, 7* — двугубые выросты краевого кольца, *8* — 2 двугубых выроста центрального кольца, *9* — 2 двугубых выроста на периферической части створки (стрелки). О-в Итуруп, рыбаковская свита. Масштабная линейка: *1, 2* — 10; *3—9* — 1 мкм.

К с. 33

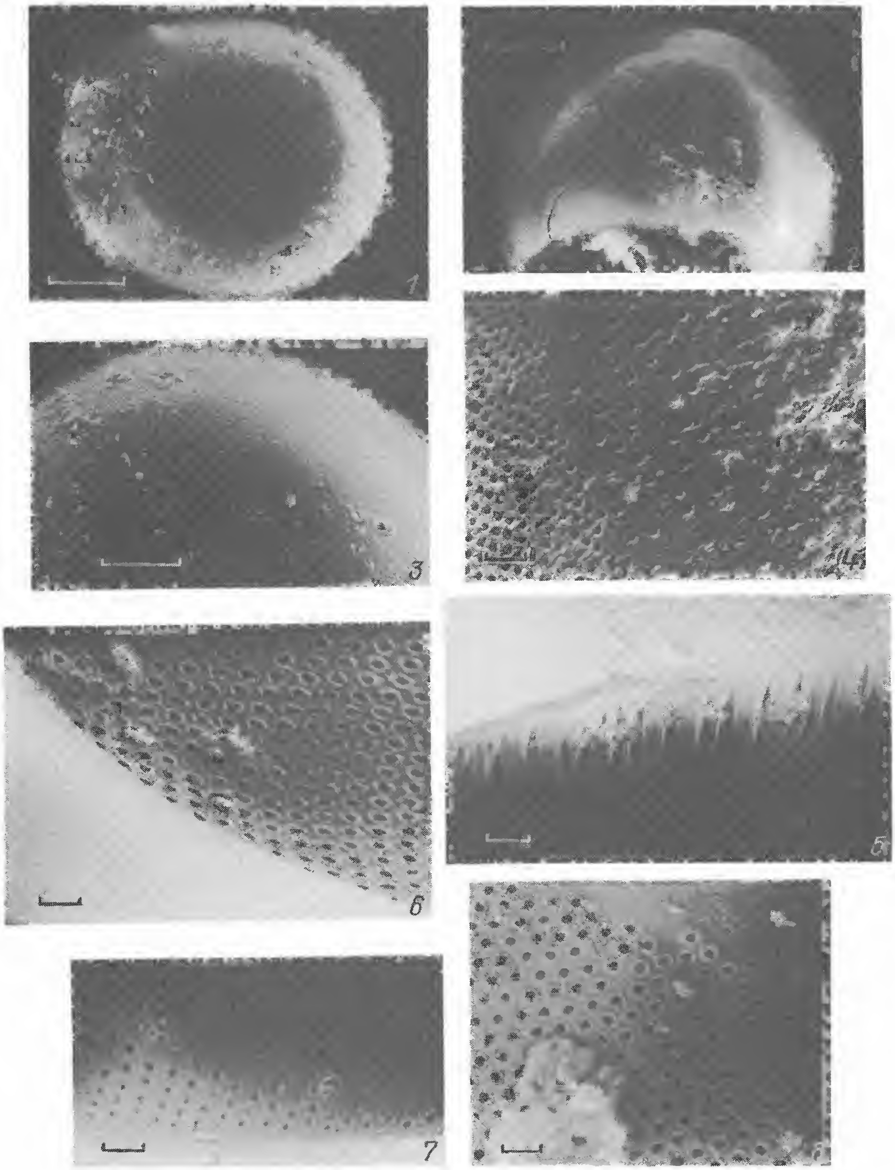


Таблица III. *Hyalodiscus* aff. *frenguellii* (СЭМ).

1, 2 — створки; *3, 4* — наружная поверхность створки: *3* — структура наружной поверхности створки, *4* — фрагмент центральной части створки с лакунами на пупке; *5* — замкнутые ареолы пупка; *6—8* — внутренняя поверхность створки: *6, 7* — двугубые выросты краевого кольца, *8* — двугубый вырост на периферической части створки. Крым, поздний миоцен. Масштабная линейка: *1—3* — 10; *4—8* — 1 мкм.

К ст. И. И. Шатиловой, Н. Р. Мейер-Меликян, Н. Ш. Мчедлишвили, с. 35

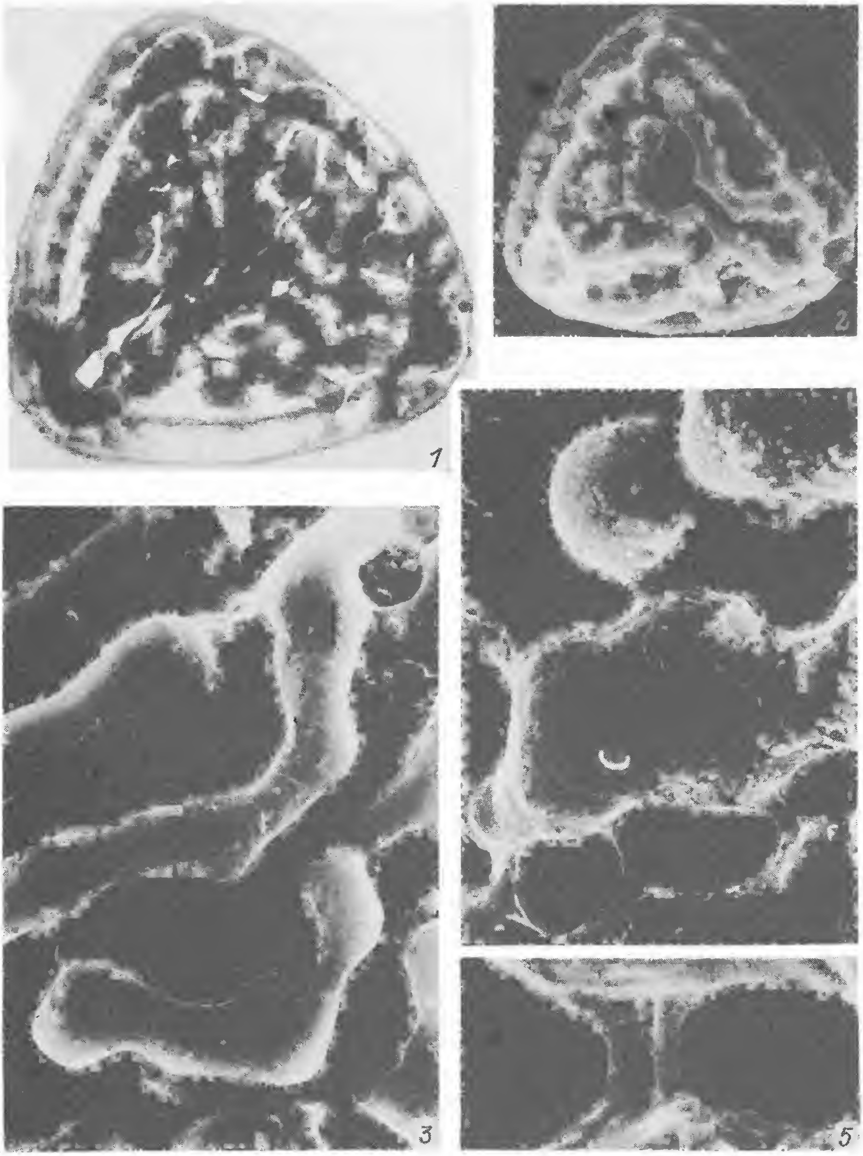


Таблица I.

1 — *Pteris longifolia*, понт, с. Гогорети, Озургетский р-н, Западная Грузия, общий вид, ×1000, СМ; *2* — *P. longifolia*, понт, с. Гогорети, Озургетский р-н, Западная Грузия, общий вид, ×1000, СЭМ; *3* — он же, фрагмент поверхности, ×7500, СЭМ; *4* — *P. longifolia*, понт, с. Гогорети, Озургетский р-н, Западная Грузия, фрагмент поверхности, ×5000, СЭМ; *5* — он же, фрагмент поверхности, ×10 000, СЭМ.

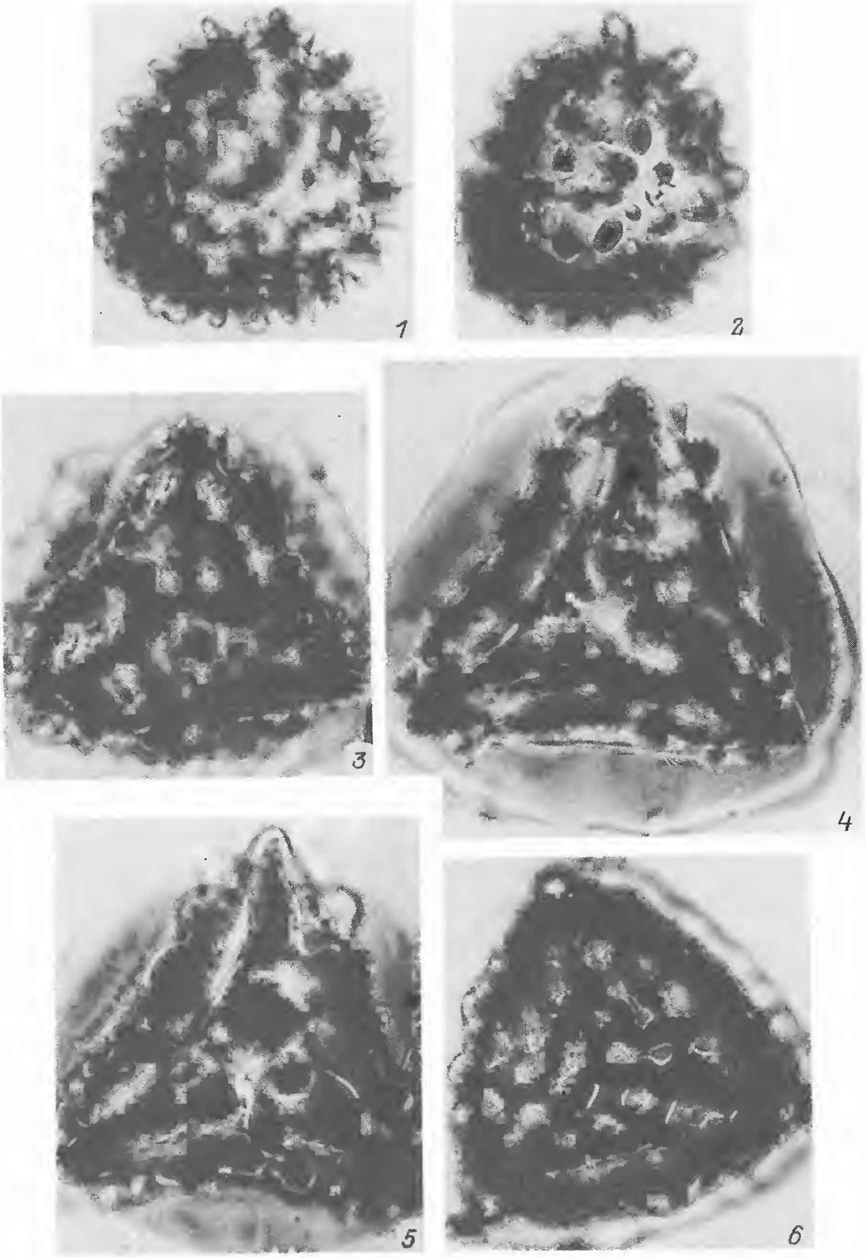


Таблица II.

1 — *Pteris crenata*, нижний куяльник, с. Цихисперди, Озургетский р-н, Западная Грузия, общий вид; *2* — он же, дистальная сторона; *3* — *P. vittata*, понт, р. Бжужа, Озургетский р-н, Западная Грузия; *4* — *P. grandifolia*, нижний куяльник, с. Гогорети, Озургетский р-н, Западная Грузия; *5* — *P. grandifolia*, понт, р. Бжужа, Озургетский р-н, Западная Грузия, проксимальная сторона; *6* — он же, дистальная сторона; *1*—*6* — ×1000.

К ст. Н. К. Ковтонюка, с. 49

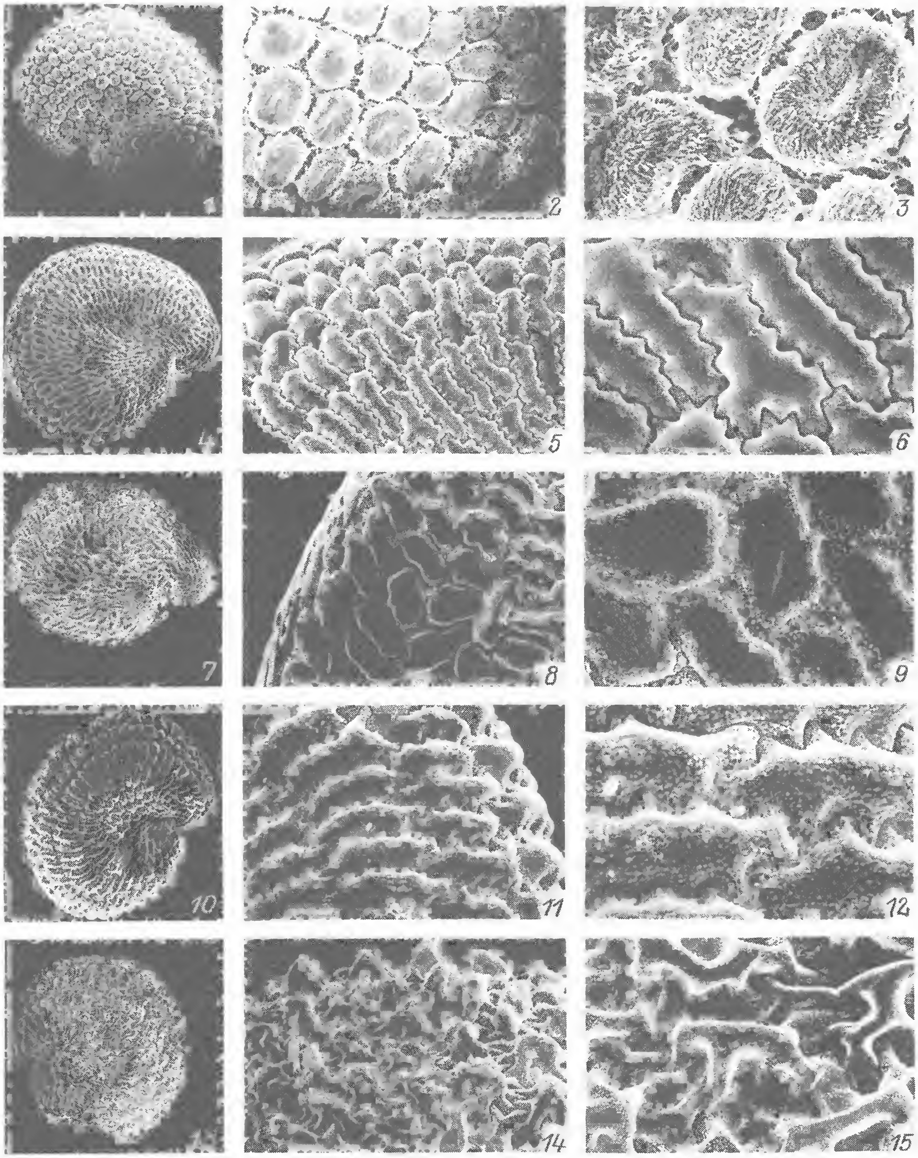


Таблица I. Структура поверхности семян *Gypsophila* секции *Heterochroa*: *G. sericea* (*1—3*), *G. violacea* (*4—6*), *G. desertorum* (*7—9*); секции *Eugypsophila*: *G. altissima* (*10—12*), *G. cephalotes* (*13—15*).

1, 4, 7, 10, 13 — ×50; *2, 5, 8, 11, 14* — ×200; *3, 6, 9, 12, 15* — ×500.

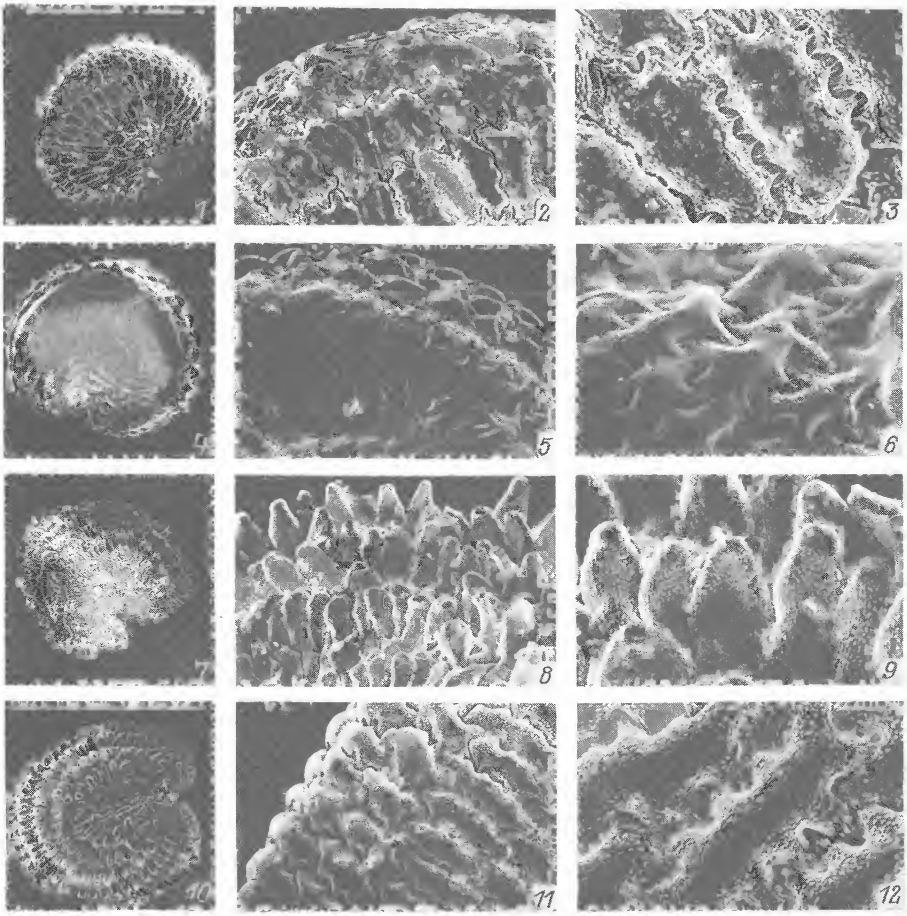


Таблица II. Структура поверхности семян *Gypsophila* секции *Eugypsophyla*: *G. paniculata* (*1—3*), *G. perfoliata* (*4—6*), *G. sambukii* (*7—9*), *G. patrinii* (*10—12*).

1 — ×50; *2, 5, 8, 11* — ×200; *3, 6, 9, 12* — ×500; *4* — ×60; *7, 10* — ×40.

К ст. С. В. Шевченко, с. 56

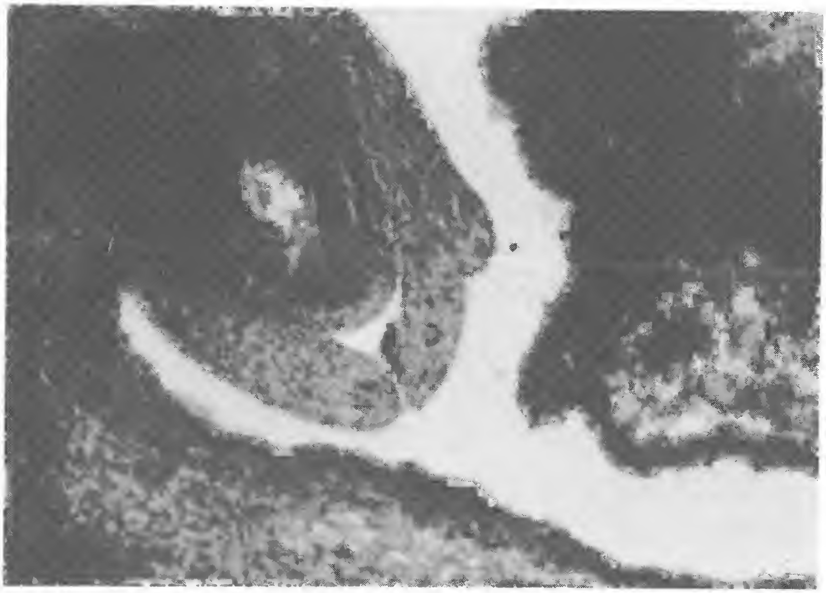


Таблица. Образование наружного интегумента.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 1994. Т. 79. № 4. 1—160*